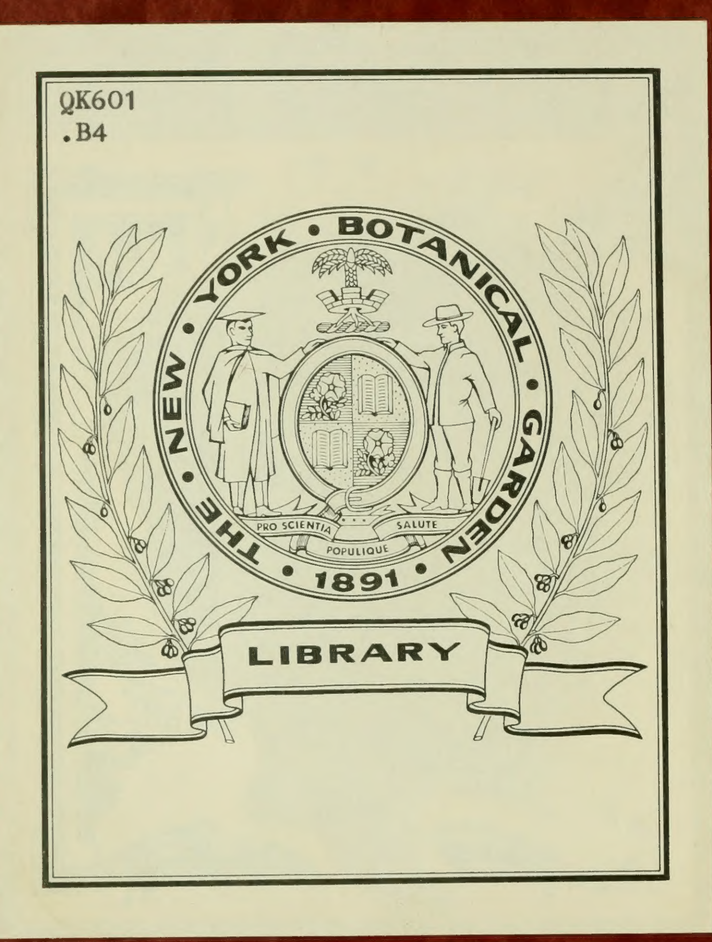



THE NEW YORK • BOTANICAL • GARDEN
PRO SCIENTIA
SALUTE
POPULIQUE
• 1891 •
LIBRARY

Série A 82
N° d'ordre
102

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

POUR OBTENIR

LE TITRE DE DOCTEUR DE L'UNIVERSITÉ

PAR

Mlle Mathilde BENSAUDE

1re THÈSE. — Recherches sur le Cycle évolutif et la Sexualité chez les Basidiomycètes.

2e THÈSE. — Propositions données par la Faculté.

Soutenues le 12 juin 1918 devant la Commission d'examen.

MM. Matruchot. Président.
Hérouard . } Examinateurs.
Pérez . . . . }

NEMOURS
IMPRIMERIE NÉMOURIENNE, HENRI BOULOY
1918

[illegible]

Série A 82
N° d'ordre
102

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

POUR OBTENIR

LE TITRE DE DOCTEUR DE L'UNIVERSITÉ

PAR

M[lle] Mathilde BENSAUDE

1re THÈSE. — Recherches sur le Cycle évolutif et la Sexualité chez les Basidiomycètes.

2e THÈSE. — Propositions données par la Faculté.

Soutenues le 12 juin 1918 devant la Commission d'examen.

MM. Matruchot. Président.
Hérouard . } Examinateurs.
Pérez . . . }

NEMOURS
IMPRIMERIE NEMOURIENNE, HENRI BOULOY
1918

Faculté des Sciences de l'Université de Paris

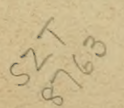
MM.

Doyen	P. Appell, *Professeur*	Mécanique analytique et Mécanique céleste.
Professeurs honoraires.	Ch. Wolf.	
	P. Puiseux.	
Professeurs	Lippmann	Physique.
	Bouty	Physique.
	Boussinesq	Physique mathém. et calcul des probabilités.
	Picard	Analyse supérieure et algèbre supérieure.
	Y. Delage	Zoologie, anatomie, physiologie comparée.
	Gaston Bonnier	Botanique.
	Kœnigs	Mécanique physique et expérimentale.
	Vélain	Géographie physique.
	Goursat	Calcul différentiel et calcul intégral
	Haller	Chimie organique.
	Joannis	Chimie (Enseignement P. C. N.).
	Janet	Physique. —
	Wallerant	Minéralogie.
	Andoyer	Astronomie.
	Painlevé	Mécanique rationnelle.
	Haug	Géologie.
	Houssay	Zoologie.
	H. le Chatelier	Chimie.
	Gabriel Bertrand	Chimie biologique.
	Mme P. Curie	Physique générale.
	Caullery	Zoologie (Evolution des êtres organisés).
	C. Chabrié	Chimie appliquée.
	G. Urbain	Chimie.
	Emile Borel	Théorie des fonctions.
	Marchis	Aviation.
	Jean Perrin	Chimie physique.
	G. Pruvot	Zoologie, anatomie, physiologie comparée.
	Matruchot	Botanique.
	Abraham	Physique.
	Cartan	Calcul différentiel et calcul intégral.
	Cl. Guichard	Mathématiques générales.
	Molliard	Physiologie végétale.
	N.	Application de l'analyse à la géométrie.
	N.	Histologie.
	N.	Géométrie supérieure.
	N.	Physiologie.
Professeurs-adjoints.	Leduc	Physique.
	Michel	Minéralogie.
	Hérouard	Zoologie.
	Léon Bertrand	Géologie.
	Rémy Perrier	Zoologie (Enseignement P. C. N.).
	Cotton	Physique.
	Lespieau	Chimie.
	Gentil	Pétrographie.
	Sagnac	Physique (Enseignement P. C. N.).
	Perez	Zoologie (Evolution des êtres organisés).
Secrétaire	D. Tombeck.	

A mon maître Monsieur MATRUCHOT

Professeur à la Sorbonne

Témoignage de vive reconnaissance et de respectueux attachement.



A mon grand-père José BENSAUDE

Avec l'expression de mon affectueuse gratitude

L'ALTERNANCE DE GÉNÉRATION
ET LA SEXUALITÉ
CHEZ LES CHAMPIGNONS BASIDIOMYCÈTES

I

GÉNÉRALITÉS

A. — HISTORIQUE

La recherche de la sexualité chez les Basidiomycètes préoccupe depuis longtemps les mycologues et a donné lieu aux controverses les plus ardentes. Il n'y a guère qu'une trentaine d'années, avec la naissance de la cytologie, que les botanistes ont trouvé un moyen plus sûr d'éclairer le problème. Les progrès accomplis depuis lors sont considérables; cependant quelques stades du cycle évolutif sont encore mal connus, et l'interprétation des stades même les mieux connus provoque encore des discussions.

Toutefois les différentes opinions des auteurs proviennent bien plus, nous semble-t-il, de la conception que chacun se fait de la sexualité et de la fécondation en général, que de véritables divergences d'observation.

Les beaux travaux de biologistes tels que van Beneden, Boveri, Montgomery, Wilson, Haecker, Grégoire et tant d'autres, ont amené, en effet, de grands changements dans la notion même de fécondation. On sait maintenant que la fusion sexuelle est beaucoup plus complexe qu'on ne le pensait et le mot de fécondation n'a plus un sens aussi net qu'autrefois. Selon l'importance attribuée par chaque mycologue aux différents moments de l'acte sexuel, une signification un peu différente est donnée au mot fécondation, et l'évolution nucléaire des Basidiomycètes est envisagée sous un angle différent.

Nous passerons rapidement en revue les principales théories de la sexualité chez les Basidiomycètes, en comprenant dans ce groupe les Urédinées qu'on sait aujourd'hui être des Basidiomycètes à peine

aberrants. Nous insisterons surtout sur les recherches cytologiques les plus récentes.

Les plus anciens auteurs ne connaissant que les chapeaux de certains champignons y cherchaient des organes sexuels analogues à ceux des autres plantes. C'est ainsi que Micheli (1729) [**81**] considérait les cystides comme des fleurs apétales.

Bulliard (1791) [**19**] les considérait comme des ampoules remplies de fluide spermatique qui, en se répandant sur les basides, féconderait les spores. Cette théorie eut un grand retentissement et ne disparut que beaucoup plus tard lorsque de Bary (1866) [**3**, p. 171], ayant reconnu la vraie nature des cystides, établit qu'elles ne s'ouvrent pas au dehors et les rangea dans la catégorie des poils.

Chez les Urédinées, Meyen, dès 1841 [**80**], ayant vu que les écidioles et les écidies apparaissent simultanément sur certaines feuilles, admet que celles-ci puissent être des organes mâles et des organes femelles d'une même plante.

Tulasne (1851) [**110**], ayant découvert chez les Lichens et beaucoup d'Ascomycètes des coupes produisant de petites spores incapables de germer, dénomme les premières *spermogonies*, les secondes *spermaties* et considère ces dernières comme étant des gamètes mâles. En 1853 [**111**], retrouvant de petits corpuscules analogues chez les Trémellinées, il leur attribue la même signification. En 1854 [**112**], il désigne également les écidioles d'Urédinées sous le nom de spermogonies, les spores qu'elles produisent étant des spermaties, c'est-à-dire vraisemblablement des cellules mâles. En outre, il établit définitivement que les écidioles et les écidies appartiennent au même champignon.

De Bary (1853) [**2**] incline vers la même opinion et pense que les écidies renferment probablement les organes femelles. Ayant vu cependant certaines écidies développer normalement leurs spores, en l'absence de spermaties, de Bary revient sur cette idée et se demande si les spermaties ne seraient pas des spores capables de germer à condition qu'on leur fournît un milieu favorable [**3**, page 168].

Vers cette époque, dès 1852, une notion nouvelle est introduite dans la science à la suite des recherches de Hofmeister [**63**] sur le développement des Fougères. Cet auteur montre nettement l'exis-

tence de deux tronçons chez ces plantes et découvre que l'œuf se forme, non sur le tronçon porteur de spores parfaites, où on l'avait cherché vainement jusque-là, mais, au contraire, sur un petit prothalle indépendant de la plante feuillée. Loin de se former sur la plante parfaite, l'œuf est l'origine de celle-ci.

Dès lors, par analogie, et ainsi que l'a remarqué très justement Brefeld [**16,** p. 5], les mycologues se trouvaient amenés à rechercher les organes sexuels, non sur le chapeau, mais à l'origine de celui-ci, non au voisinage des spores, mais, au contraire, loin d'elles.

Karsten, dès 1860 [**66**] croit voir sur le mycélium de l'*Agaricus campestris* des cellules femelles ovoïdes fécondées par des filaments mâles : cet œuf germerait produisant des branches enchevêtrées qui donneraient le fruit. Des observations analogues sont faites par le même auteur chez l'*Agaricus vaginatus* (1867) [**67**].

Oersted (1865) [**90**], dont les recherches offrent encore moins de garanties que celles de Karsten, croit voir sur du mycélium d'*Agaricus variabilis* des cellules femelles réniformes, qui seraient fécondées par des hyphes ordinaires ; il n'a pas suivi la germination de ce soi-disant œuf.

Dix ans plus tard (1875) [**97**] Max Rees reprend ces recherches, et, grâce à de meilleures méthodes de culture, obtient du mycélium à partir des spores de *Coprinus stercorarius ;* il observe la formation, en peu de jours, de jeunes mycéliums présentant de petites branches dressées, lesquelles portent des corpuscules en forme de bâtonnets, qui ne tardent pas à se détacher des filaments parents. Ces corpuscules s'étant montrés incapables de germer, Rees les considère comme des spermaties. Ayant trouvé sur les mêmes mycéliums des branches élargies en forme de saucisse et une spermatie fixée sur l'une d'elles, Rees pense avoir trouvé également l'organe femelle.

En même temps que Rees et indépendamment, Van Tieghem **114** arrive à des résultats analogues chez les *Coprinus ephemeroides* et *radiatus*. En faisant des cultures *monospermes* (c'est-à-dire à partir d'une seule spore) Van Tieghem croit observer des thalles ♂ porteurs de spermaties en baguette, et des thalles ♀ porteurs d'organes en forme d'ampoule. Les cultures monospermes isolées, étant d'un seul sexe, restent stériles et se flétrissent bientôt ; seuls,

les mycéliums femelles fécondés deviennent fertiles. Dès que des spermaties pénètrent dans les cultures femelles, elles se fixent sur les ampoules et l'une d'elles s'y vide; dès lors, la cellule femelle fécondée donne naissance à des rameaux enchevêtrés, commencement du fruit.

Cette découverte eut un retentissement considérable et, dès cette même année, de Seynes [**105**], Eidam [**38**], Kirchner [**68**] en retrouvent les faits essentiels chez des Coprins et autres Agaricinées. Mais, poursuivant ses recherches, Van Tieghem [**115**] arrive à des résultats tout différents. En semant des baguettes de *C. plicatilis* et *stercorarius* en petit nombre dans une goutte de liquide nutritif, Van Tieghem les voit se gonfler et germer en produisant des petits mycéliums rameux qui portent des bouquets de baguettes au bout de deux jours. Ce fait suffit à Van Tieghem pour affirmer que ces corpuscules ne sont pas des spermaties, mais des spores essentiellement éphémères, des conidies.

En second lieu, dit-il : « j'ai vu le fruit de Coprin *(C. plicatilis, radiatus* et *filiformis)* naître, se développer et mûrir sur un mycélium où il ne s'était produit aucun bâtonnet et dans des conditions où aucun bâtonnet n'avait été amené ni n'avait pu s'introduire du dehors » : ce qui prouvait que les baguettes n'étaient pas des cellules mâles, comme il l'avait pensé tout d'abord, et n'étaient nullement indispensables au développement du fruit.

Quant aux ampoules femelles, il s'assure qu'elles sont simplement des cellules végétatives un peu plus larges que les autres. Il observe bien des baguettes fusionnées avec elles, mais cette fusion n'a, pense-t-il, pas de signification sexuelle : les baguettes se fusionnent en effet également entre elles et avec des cellules quelconques, manifestant aussi la même tendance à l'anastomose que toutes les autres cellules mycéliennes des Coprins étudiés.

Van Tieghem arrive dès lors à l'idée que les Coprins et les autres Basidiomycètes ne montrent aucune trace de sexualité, et il s'efforce de démontrer dans une série de notes [**116**] que cette absence de fécondation existe également chez les autres champignons supérieurs.

Maxime Cornu (1875) [**23** et **24**], ayant obtenu la germination de

certaines spermaties d'Ascomycètes et d'Urédinées, les considère comme des conidies.

Enfin, Brefeld, de son côté, nie, dès 1875 [**15**], la signification sexuelle des baguettes du Coprin. A la suite de très vastes recherches portant sur beaucoup de champignons, il conclut, comme Van Tieghem, à l'absence de sexualité chez tous les champignons supérieurs, et il considère cette découverte comme un fait présentant un grand intérêt biologique [**17**, p. 172].

A ce moment, intervient la cytologie, et, avec elle, de nouveaux points de vue se font jour.

Schmitz (1880) [**106**], avait mis en évidence, pour la première fois, des noyaux chez une Urédinée, le *Coleosporium campanulæ ;* il trouve un seul noyau dans les téleutospores et deux dans les cellules végétatives.

Strasburger (1884) [**107**] observe des noyaux dans les hyphes de *Psalliota* et croit voir la division du noyau de la baside de *Russula rubra* en 8 noyaux dont 2 passeraient dans chaque spore.

Rosen (1892) [**99**] constate l'existence de 2 noyaux dans les écidiospores et les urédospores de l'*Uromyces Pisi* et du *Puccinia anserina* et il voit que ces deux noyaux se rapprochent dans la téleutospore. Il étudie également plusieurs chapeaux d'Autobasidiomycètes, entre autres plusieurs spécimens de *Lepiota mucida (= Armillaria mucida)* d'âges différents ; il constate que les noyaux sont nombreux dans les cellules des lamelles jeunes, et en général disposés par paires; à mesure que les lamelles mûrissent les noyaux sont moins abondants et plus gros, et enfin il n'en trouve plus qu'un dans la baside. Rosen admet dès lors que ce dernier résulte de la fusion de 6 à 8 petits noyaux (1).

Wager (1892) [**117**] décrit pour la première fois, chez *Stropharia stercoraria,* les deux mitoses de la baside et montre que chaque spore reçoit un seul noyau de la cellule-mère et que celui-ci se divise en deux dans la spore même.

(1) « Alle die angeführten Gründe sprechen dafür dass bei *Lepiota mucida* die Basidienkerne durch wiederhohlte Fusion der kleine in der Basidialhyphe ursprünglich enthaltene Kerne ensteht, 6-8 derselben mögen zur Bildung des grossen Basidienkernes zusammentreten ».

Le même auteur (1893) [**118**] montre le noyau unique de la baside résultant de la fusion de 2 ou d'un plus grand nombre de noyaux préexistants et met en évidence, chez les Basidiomycètes, la même structure nucléaire que chez les plantes supérieures.

En 1893, Dangeard et Sappin-Trouffy [**35**], reprenant l'étude cytologique des Urédinées, confirment la présence de 2 noyaux dans l'écidiospore et l'urédospore; ils en voient un seul dans la téleutospore mûre et dans les cellules du pseudopéridium. Ils observent la fusion de deux noyaux dans la téleutospore jeune. Ces auteurs admettent que ce phénomène de fusion est identique à ce que l'on considère en général comme caractéristique de la fécondation ; il est probable, disent-ils, que cette fusion supplée à une reproduction sexuelle nettement caractérisée ; ils la dénomment *pseudofécondation*.

Dangeard [**25**], la même année, trouve une fusion nucléaire dans les jeunes spores d'Ustilaginées chez *Ustilago*, *Doassansia* et *Entyloma ;* il considère chaque spore avant la fusion comme un oogone renfermant un noyau mâle et un noyau femelle. Après la fusion la cellule serait une zygote dont le noyau, à la germination, se divise plusieurs fois pour produire les noyaux du promycélium et des sporidies uninucléées. Dangeard ne nous dit pas de quelle manière ni à quel moment apparaissent les premières cellules binucléées. Dès ce moment, l'auteur qualifie résolument de fécondation la fusion nucléaire dans la téleutospore des Urédinées et dans la spore des Ustilaginées.

Par analogie avec ces groupes de champignons, Dangeard prévoit (1893) [**26**] que le noyau de la baside doit être le produit d'une fusion entre deux noyaux seulement et non entre plusieurs noyaux, comme l'affirmaient Rosen et Wager. Il prévoit de même que l'asque doit être le siège d'une fusion nucléaire analogue. Il trouve cette fusion, dès l'année suivante [**27** et **28**] chez plusieurs Ascomycètes et la considère comme le seul acte sexuel du cycle évolutif de ces champignons. Chez le *Pustularia vesiculosa* et quelques autres formes, Dangeard reconnaît que les noyaux copulateurs ne sont pas frères, mais seulement cousins.

L'année suivante, le même auteur [**29**] publie un mémoire sur la reproduction sexuelle des Basidiomycètes. Il observe la fusion nuclé-

aire dans la baside d'un certain nombre d'espèces et s'assure que cette fusion se fait, comme il le prévoyait, toujours entre deux noyaux seulement.

Dans les conclusions générales de ce mémoire, il insiste encore sur la nature sexuelle de cette fusion. Ce n'est pas, d'après lui, l'absence de cloison entre les deux noyaux qui peut empêcher de les considérer comme des énergides indépendantes, les noyaux copulateurs étant cousins chez les Ascomycètes et probablement aussi chez les Basidiomycètes, il n'y a aucune raison pour ne pas considérer leur fusion comme sexuelle au même titre que celle des *Basidiobolus*, par exemple.

Poirault et Raciborski (1895) [**93**] publient une note préliminaire sur la cytologie des Urédinées, note dans laquelle ils combattent l'interprétation de Dangeard et Sappin-Trouffy. Ayant observé la mitose simultanée et parallèle de 2 éléments de la cellule-mère de la téleutospore, ils prennent cette figure pour une caryocinèse simple à deux chromosomes et nient l'existence d'une fusion nucléaire dans la téleutospore.

Dans une note, Dangeard et Sappin-Trouffy [**36**] relèvent cette erreur.

Peu de temps après, Poirault et Raciborski [**94**] publient un intéressant mémoire sur la cytologie des Urédinées. Ils reconnaissent l'existence d'une file ininterrompue de cellules binucléées, qui débuterait, pensent-ils, par une division nucléaire non suivie de formation de cloison dans la sporidie en germination, pour se terminer par une fusion nucléaire dans la téleutospore. Les deux noyaux de chaque cellule, distincts au repos, forment à la division, d'après ces auteurs une seule figure de caryocinèse à 2 chromosomes sur un fuseau unique, chaque noyau ne possédant qu'un seul chromosome. Après la division, chaque chromosome fils s'entoure d'uné membrane formant ainsi un noyau indépendant ; une cloison apparaît et de telle sorte que les deux noyaux de chaque cellule ne contiennent pas de chromosomes frères. Poirault et Raciborski considèrent dès lors que les noyaux au repos sont en réalité des demi-noyaux, ce qui expliquerait leur grande dépendance physiologique et le fait qu'ils ne forment qu'une figure mitotique unique à la division. Ces auteurs proposent d'appeler ces éléments « noyaux conjugués » et dénom-

ment « division conjuguée » le phénomène qui caractérise leur bipartition.

La différence principale entre la division chez les Urédinées et chez les autres plantes, est, pensent-ils, que chez ces dernières les chromosomes-fils s'entourent, à l'anaphase, tous d'une seule membrane nucléaire, tandis que chez les Urédinées, chaque chromosome s'entoure, à l'anaphase, d'une membrane individuelle. Pour ces auteurs, la fusion de la téleutospore ne constitue pas une fusion sexuelle, mais seulement la réunion des chromosomes dans une même membrane, réunion qui ne s'effectue pas pendant la plus grande partie du cycle évolutif.

Sappin-Trouffy (1896) [**103**] reconnaît l'existence des divisions simultanées et parallèles des noyaux et l'existence d'une file ininterrompue de cellules binucléées non depuis la sporidie, mais bien depuis l'écidiospore jusqu'à la téleutospore. Ayant reconnu la parenté éloignée des éléments copulants, l'auteur y voit un nouvel argument en faveur de son hypothèse, c'est-à-dire de la signification sexuelle de la fusion caryogamique intercellulaire de la téleutospore. Après avoir encore publié deux notes, Sappin-Trouffy fait paraître un travail d'ensemble [**104**], dans lequel il établit définitivement l'existence de deux tronçons chez les Urédinées : 1° un tronçon à cellules *uninucléées,* qui comprend la téleutospore, le promycélium, les sporidies et le mycélium qui en naît, ainsi que les spermaties et les cellules de la spermogonie et du pseudopéridium ; 2° un tronçon à cellules *binucléées,* qui comprend l'écidiospore, le mycélium qui en naît, ainsi que les urédospores et le mycélium que celles-ci produisent, jusqu'à la téleutospore jeune dans laquelle le tronçon binucléé se termine par une fusion nucléaire.

Tous les noyaux ont à peu près la même structure et sont tous des noyaux entiers ; ils se composent d'une fine membrane, d'un réticulum chromatique et d'un nucléole. A la mitose chaque noyau forme une figure caryocinétique simplifiée, sans centrosome ni fuseau bien caractérisé ; la chromatine se rassemble en deux chromosomes irréguliers, dans quelques cas si rapprochés qu'on dirait un seul. Dans les cellules séniles, les noyaux se fragmentent amitotiquement. Sappin-Trouffy observe en outre une réduction chromatique (méiose) à la suite de la fusion nucléaire dans la téleutospore.

Dès la première mitose, le noyau de fusion, au lieu de présenter les 4 chromosomes que possèdent à eux deux les noyaux copulants, n'en présente plus que 2 : il y a eu manifestement réduction numérique ; la deuxième mitose se faisant tout de suite après la première sans temps de repos, les chromosomes produits sont plus petits ; il y a donc eu, pense l'auteur, réduction quantitative.

Ayant reconnu la parenté éloignée des 2 noyaux copulateurs et l'existence d'une méiose dans le cycle évolutif des Urédinées, Sappin-Trouffy pense avoir démontré d'une façon définitive la signification sexuelle de la caryogamie intracellulaire dans la téleutospore.

Dans ce beau travail, se rapportant à une dizaine d'espèces d'Urédinées, nous ne trouvons qu'une lacune importante. Sappin-Trouffy, comme son maître, attribuant dans la fécondation toute l'importance à la caryogamie, néglige de rechercher d'une façon précise l'origine première des noyaux copulants ; il décrit ainsi [**104**, p. 40], sans y insister davantage, le début du tronçon binucléé de *Puccinia graminis* : « La division des noyaux se fait isolément jusqu'au moment de « la formation de l'écidie, où, à partir du sommet des filaments fer- « tiles, on trouve deux noyaux qui se divisent en même temps et au « même niveau ; cette double division, qui a pour effet de fournir à « l'écidiospore deux noyaux d'origine différente, se retrouve dans le « mycélium que produit l'écidiospore et jusqu'à la téleutospore. »

Wager (1899) [**120**] passe en revue les principaux travaux sur la sexualité des champignons. Dans ce mémoire, il attribue une plus grande importance aux fusions nucléaires de la baside qu'il ne l'avait fait jusque-là. Les noyaux qui se fusionnent étant d'après lui en nombre variable, il n'attribue pas à cette caryogamie une signification morphologique sexuelle, mais lui accorde un rôle physiologique analogue.

En 1900, Maire [**71**, **72**, **73**], dans des notes préliminaires, consigne les principaux résultats de ses recherches qu'il publiera en détail en 1902.

En 1901, Ruhland [**102**], confirme l'existence d'une fusion nucléaire, mais entre 2 noyaux seulement, dans la baside de plusieurs Hyménomycètes ; ayant observé, dans les hyphes des lamelles, que les noyaux sont disposés par couples et ayant aperçu plusieurs fois des divisions simultanées et parallèles de ces couples, il admet

que les noyaux copulants ne sont pas frères, sans connaître toutefois leur parenté. Il se propose de rechercher dans un travail ultérieur l'origine première des noyaux copulants et se demande s'ils ne descendraient pas, en deux lignes droites et parallèles, des deux noyaux que l'on trouve dans les spores des Basidiomycètes (1). Dans la figure 8 de son travail, il représente une division simultanée dans une hyphe sous-hyméniale de *Lepiota cepæstipes :* on voit deux petits fuseaux (?) semés de grumeaux de chromatine et 2 nucléoles expulsés dans le protoplasme ; cette double division diffère beaucoup des mitoses végétatives figurées par Sappin-Trouffy, Blackman et Christman chez les Urédinées, et par Maire chez les autres Basidiomycètes.

Maire (1902) [**74**], dans un travail très remarquable, étudie quelques Urédinées et un grand nombre de Protobasidiomycètes et d'Autobasidiomycètes. Il retrouve, dans toutes les espèces étudiées, deux tronçons, l'un à cellules uninucléées, en partie apocytique à énergides uninucléées, l'autre à cellules binucléées, dont les noyaux synergiques se divisent comme l'avait déjà décrit Sappin-Trouffy chez les Urédinées, au centre de la cellule, simultanément et parallèlement. Maire adopte pour ces mitoses le terme de « division conjuguée » introduit tout d'abord par Poirault et Raciborski, et dénomme « dicaryon » l'ensemble des deux noyaux.

Le passage du tronçon binucléé au tronçon uninucléé se fait partout par une fusion caryogamique dans la cellule-mère de spores.

Le passage du tronçon uninucléé au tronçon binucléé n'a été observé que chez quelques Urédinées, *Puccinia Bunii*, *P. Liliacearum*, ainsi que chez un *Endophyllum*. Chez ces champignons, le premier dicaryon naîtrait, d'après l'auteur, par la division d'un noyau simple, non suivi de cloisonnement,. Chez les autres Basidiomycètes, Maire n'a pas observé le moment précis ni la façon dont naît le dicaryon. Dans la plupart des cas, néanmoins, il est certain, selon Maire, qu'il se forme de très bonne heure, car les feutrages mycéliens qui portent les carpophores sont presque toujours de structure binucléée ; chez le Coprin toutefois, l'auteur voit se former le chapeau, à cellules toutes binucléées, sur du mycélium à cellules uninucléées. Les cellules des carpophores jeunes de Basidiomycètes,

(1) A notre connaissance, Ruhland n'est pas revenu sur cette question.

y compris les basides, ont toutes primitivement deux noyaux ; mais celles du pied et du piléus deviennent souvent multinucléées en vieillissant.

Maire donne d'intéressants détails sur les noyaux et leurs divisions. Les noyaux au repos présentent tous une membrane fine, un nucléole et des grumeaux de chromatine, disposés sur un réseau de linine, en général invisible. D'après Maire, les noyaux normaux se diviseraient toujours par mitose. Seuls, ceux des cellules vieillies présenteraient des fragmentations amitotiques. Pendant la mitose, le nucléole serait toujours expulsé et la chromatine se condenserait pour former deux chromosomes, quelquefois très rapprochés, et même confondus l'un avec l'autre.

Chez les Urédinées, Maire, comme Sappin-Trouffy, n'a jamais observé de centrosomes ni de fuseau achromatique bien défini. Chez les autres Basidiomycètes, au contraire, des centrosomes (qui semblent être d'origine nucléolaire) et un fuseau bien caractérisé apparaissent toujours pendant les divisions nucléaires de la baside, comme Wager [**118**], Juel [**65**] et Ruhland [**102**] l'ont observé. Dans les divisions végétatives, par contre, les centrosomes et les fuseaux ne se voient que rarement. Maire, confirmant dans ce cas encore les données de Sappin-Trouffy, observe une réduction numérique à la première division du noyau de la téleutospore en voie de germination, et retrouve une réduction identique, à la première mitose du noyau de la baside des Basidiomycètes proprement dits. Chez ces derniers, il a même mis en évidence, à la prophase de la mitose réductionnelle, un stade synapsis, stade caractéristique de la première division méiotique chez les plantes et les animaux. Quant à la réduction quantitative, Maire ne lui attribue aucune importance.

La première division du noyau de la baside se distinguerait encore de toutes les autres par l'apparition de *protochromosomes,* en nombre variable, qui se fusionneraient pour former les deux chromosomes définitifs que l'on trouve à l'équateur du fuseau à la métaphase ; les protochromosomes, d'après Maire, auraient été pris à tort pour les chromosomes définitifs, par Wager, Juel, Ruhland, etc.

Maire donne de la sexualité des Basidiomycètes une nouvelle théorie qui, à peu de chose près, a été adoptée par la plupart des auteurs. « On pourrait discuter indéfiniment, dit-il, si l'on envisa-

geait simplement le phénomène de la fusion nucléaire, même en y joignant la considération de la réduction chromatique et de l'origine des noyaux qui se fusionnent ; il est nécessaire de comparer l'évolution nucléaire chez les champignons et les autres êtres vivants pour préciser les notions un peu vagues de fécondation et de sexualité. »

Maire distingue deux types de fusion sexuelle chez les êtres vivants : 1° La fécondation proprement dite, fusion entre deux cellules dont les noyaux ont n chromosomes, pour former un œuf puis tout un tronçon plus ou moins long de cellules dont les noyaux ont $2n$ chromosomes ; 2° La *mixie,* fusion entre deux cellules dont les noyaux ont n chomosomes pour former une cellule puis tout un tronçon plus ou moins long de cellules dont les noyaux ont n chromosomes seulement.

Chez certaines algues, entre autres le *Cosmarium* et le *Chlamydomonas,* la fusion entre les cellules gamètes est une mixie produisant une cellule dont le noyau a n chromosomes dès sa première division. Une fécondation proprement dite n'existe pas dans le cycle évolutif de ces êtres.

Chez la plupart des plantes et des animaux, au contraire, la fusion entre gamètes est une fécondation vraie produisant un œuf puis tout un tronçon de cellules à noyaux diploïdes. A un certain moment toutefois, les $2n$ chromosomes donnent naissance à n chromosomes : ce phénomène qui caractérise la réduction chromatique est, d'après Maire, une mixie, se faisant entre les deux groupes de n chromosomes d'un noyau diploïde. Chez la plupart des êtres, il existe donc à la fois une fécondation et une mixie.

Chez les Basidiomycètes enfin, la fusion entre deux noyaux à n chromosomes dans la cellule-mère de spores est une mixie et non une fécondation, puisqu'elle produit un noyau à n chromosomes. La fécondation manque-t-elle dans le cycle évolutif de ces champignons comme chez les *Cosmarium*, ou trouve-t-on un stade qui lui corresponde ? Maire pense qu'il existe de grandes analogies entre l'apparition du premier dicaryon, de quelque manière d'ailleurs que celui-ci se produise, et la fécondation. Dans les deux cas, il y a rapprochement entre deux noyaux à n chromosomes pour produire une série de cellules à $2n$ chromosomes.

Toutefois, tandis que dans les sporophytes des végétaux supé-

rieurs les $2n$ chromosomes sont contenus dans un seul noyau, ici dans le tronçon binucleé les 2 noyaux à n chromosomes sont indépendants jusqu'à la méiose ; cette différence, selon Maire, n'est pas aussi importante que l'on aurait pu le croire autrefois, et il rappelle à ce propos que chez les Cyclops par exemple, il a été observé qu'à la fécondation il n'y a pas fusion immédiate, mais association synergique des pronucléi et de leurs descendants pendant un nombre plus ou moins grand de divisions et peut-être même jusqu'à la méiose. Chez les plantes et les animaux où l'on ne peut pas distinguer les pronucléi après la fécondation, il est très probable, selon Maire, que l'individualité de chaque noyau persiste quand même, puisqu'il se forme $2n$ chromosomes à chaque mitose jusqu'à la méiose.

La distinction entre sexualité avec « mixie » et sexualité avec « fécondation », telles que Maire les a définies, n'a jamais été adoptée. Le véritable intérêt de sa théorie est l'homologie qu'elle établit entre la fécondation et la mise en présence des deux éléments du premier dicaryon, entre le noyau à $2n$ chromosomes et les noyaux conjugués, entre la diplophase et le tronçon binucléé, entre la fusion caryogamique intracellulaire et le début de la méiose.

Le noyau double du tronçon sporophytique des Métaphytes est, pour Maire, un dicaryon dont les deux éléments sont associés d'une façon plus intime que ceux des dicaryons de Basidiomycètes.

Harper (1902) [**56**] est parvenu à mettre en évidence, chez l'*Hypochnus subtilis*, des cellules binucléées jusqu'aux basides depuis les hyphes mycéliennes enfoncées dans le substratum. Il observe environ 8 à 12 chromosomes aux mitoses des basides, sans toutefois en déterminer le nombre avec précision.

En 1904, une élève de Harper, Nichols [**89**], étudie l'évolution du mycélium d'*Hypholoma perplexum* et de *Coprinus ephemerus* (?) pour tâcher d'établir l'origine du tronçon binucléé.

Chez ces deux espèces, elle a obtenu, à partir des spores, du mycélium à énergides uninucléées. Chez l'*Hypholoma* elle n'est pas parvenue à cultiver les jeunes thalles jusqu'au moment de l'apparition des dicaryons. Chez le Coprin, au contraire, elle a vu apparaître les branches à cellules binucléées à partir de cellules multi-ou uninucléées plus ou moins rapprochées de la spore. L'auteur pense que la jeune branche à cellules binucléées reçoit un seul noyau de sa cel-

lule-mère ; ce noyau se diviserait aussitôt pour donner les 2 éléments du premier dicaryon. Cette interprétation concorde avec les faits que Maire avait cru reconnaître chez *Puccinia Bunii* et autres Urédinées. Cependant Nichols n'est pas parvenue à voir la chose nettement, et elle n'a pas observé de divisions conjuguées. Elle reconnait que chez le *Coprinus ephemerus,* le carpophore se forme, comme dans la plupart des cas observés par Maire, sur un mycélium à cellules binucléées. Nichols a retrouvé 2 noyaux dans les cellules des rhizomorphes d'un grand nombre de Basidiomycètes. Son travail ne nous renseigne malheureusement pas d'une façon satisfaisante sur l'origine des premiers dicaryons.

En 1904, apparaît un travail très intéressant de Blackman [**11**] sur le cycle évolutif de deux Urédinées, le *Phragmidium violaceum* et le *Gymnosporangium clavariæforme.*

Blackman découvre au début du tronçon binucléé une fusion cellulaire à laquelle il attribue une signification sexuelle; chez le *Phragmidium* par exemple, les filaments producteurs d'écidiospores à l'état jeune se terminent par une très grosse cellule surmontée d'une petite cellule abortive qui finit toujours par se désorganiser et tomber ; les deux cellules sont uninucléées comme le mycélium qui les porte. La grande cellule devient bientôt binucléée en recevant un second noyau qui lui vient, à travers un petit orifice de la membrane, de la cellule végétative sous-jacente ou d'une cellule végétative d'une hyphe voisine. La grosse cellule devenue ainsi binucléée s'allonge et ses deux noyaux conjugués se divisent simultanément ; ainsi naît le tronçon binucléé.

Blackman considère la grosse cellule comme un oogone, la cellule terminale stérile étant un trichogyne rudimentaire. Ces oogones auraient été primitivement fécondés par les spermaties produites dans les écidioles, ces corpuscules avec leur fine membrane, leur gros noyau et leur manque de réserves étant, selon Blackman, des gamètes mâles. Le fait que Brefeld [**18**] p. 9, Cornu [**23**], Plowright [**92**] aient observé un début de germination des spermaties n'empêcherait pas cette interprétation, puisque, d'une part, l'on connaît de la parthénogénèse mâle chez certaines Algues et que, d'autre part, ces cellules ne germent jamais, assure Blackman, dans les conditions naturelles, mais seulement dans des milieux artificiels. Les spermaties cependant

ayant, au cours des temps, perdu leur fonction sexuelle, ce serait aujourd'hui de simples cellules végétatives qui féconderaient les oogones. Blackman considère donc l'acte sexuel des Urédinées observées par lui comme étant à moitié pseudogame, s'opérant entre un gamète et une cellule végétative. Que l'on admette ou non cette interprétation, un fait reste acquis : le tronçon binucléé des Urédinées, comme le sporophyte des autres végétaux, naît à la suite d'une fusion entre deux cellules distinctes. Cette plasmogamie est, pour Blackman, l'acte sexuel proprement dit, la fécondation ; la caryogamie dans la téleutospore n'est, pour lui, comme pour Maire, que le début de la méiose.

Blackman donne beaucoup de détails intéressants sur les mitoses. Il trouve à la prophase de la première division du noyau de fusion, un stade synapsis que Maire n'avait vu que chez les Autobasidiomycètes ; cette première mitose présente un fuseau qui se forme dans le protoplasme à la suite de la division d'un centrosome d'origine vraisemblablement nucléaire. La chromatine forme un peloton qui se tronçonne en un certain nombre (environ 10) de chromosomes qui se rangent à l'équateur du fuseau ; là, ces chromosomes perdent peu à peu leur individualité et se fusionnent en une ou 2 masses qui forment bientôt une ou 2 haltères parallèles, allongées sur le fuseau entre les 2 centrosomes ; ces masses se déforment à mesure que la chromatine coule vers les pôles. Dans la deuxième mitose et dans toutes les mitoses végétatives, simples ou conjuguées, les chromosomes ne s'individualisent plus, la chromatine s'accumulant tout de suite en une ou deux masses, que Maire et Sappin-Trouffy auraient pris à tort, dit Blackman, pour des chromosomes. Toutes les divisions nucléaires des Urédinées, sauf la première du noyau téleutosporique, ne présentant jamais de chromosomes seraient, d'après Blackman, de nature intermédiaire entre la mitose et l'amitose.

Cet auteur admet que les deux masses chromatiques que Maire et Sappin-Trouffy prenaient pour des chromosomes pourraient bien être les deux territoires chromatiques des 2 noyaux fusionnés dans la téleutospore. Cette interprétation nous semble inadmissible, puisqu'immédiatement après cette fusion se produit la méiose à la suite de laquelle, d'après tous les auteurs, la nature double des noyaux disparaît toujours.

Blackman pense qu'il doit exister une fusion cellulaire entiè-

rement pseudogamique à l'origine du tronçon binucléé des autres Basidiomycètes, puisqu'il ne semble pas exister de gamètes différenciés chez ces derniers. Il compare le cycle des Basidiomycètes proprement dits à celui de certaines Urédinées incomplètes qui n'ont pas d'écidies et chez lesquelles le tronçon binucléé naît vraisemblablement à la suite d'une fusion entre deux cellules végétatives. Il est très possible, dit encore cet auteur, que dans quelques cas, le tronçon binucléé débute par le doublement d'un noyau avec avortement de la cloison, ce cas n'étant en somme que la simplification d'une fusion plasmogamique entre deux cellules-sœurs ; au lieu de disparaître, la cloison de séparation commence par ne pas se former.

Maire (1905) [**75**], reprenant l'étude des divisions nucléaires de la baside des Basidiomycètes, en donne une nouvelle interprétation : le noyau secondaire de la baside présente d'abord un peloton de filaments qui grossissent et se raccourcissent et présentent à un moment donné destraces de division longitudinale. Ces filaments, rejetés sur un côté, caractérisent le stade synapsis. Les centrosomes apparaissent dès ce moment marquant les pôles du fuseau, les amas de chromatine du stade synapsis s'accolent et se soudent pour former deux éléments chromatiques doubles. Le fuseau se développe et les corpuscules chromatiques se disloquent ; on trouve de chaque côté du fuseau deux chromosomes qui se dirigent vers les pôles. Ces chromosomes subissent une seconde division longitudinale, de sorte que l'on trouve sur le fuseau quatre éléments chromatiques de chaque côté de l'équateur, éléments que Maire, dans ses premières recherches, avait pris pour des protochromosomes et rapportés à tort à la prophase ; lorsque la division longitudinale de tous les chromosomes n'est pas tout à fait simultanée, on observe d'abord un nombre variable d'éléments. A la fin de l'anaphase, chaque groupe de quatre chromosomes se soude en deux masses, mais, dès la prophase de la seconde division, on voit que chaque masse est double ; elle prend une forme de V trapu dont les deux branches se séparent à la métaphase et gagnent les pôles sans se diviser à nouveau. D'après cette interprétation, la méiose des Basidiomycètes se ferait selon le type hétérohoméotypique de Grégoire (1) ; et les protochromosomes seraient en réalité des chro-

(1) Voir Grégoire [**51** et **52**].

mosomes ayant subi une division longitudinale qui individualise, dès l'anaphase de la première mitose, les chromosomes de la seconde cinèse. Pour Maire, les noyaux ont donc bien deux chromosomes, comme il le prétendait dans son précédent travail; quant aux éléments plus nombreux (normalement au nombre de 8) que l'on observe à la première division méiotique et que Blackman considère comme les vrais chromosomes, ils sont en réalité 2 groupes de deux chromosomes qu'une division précoce a dédoublé en vue de la seconde mitose. Cette manière de voir est infiniment plus admissible a priori que celle de Blackman, selon laquelle les chromosomes vrais ne s'individualiseraient qu'une seule fois dans tout le cycle évolutif des Basidiomycètes. Les résultats de Maire ont du reste été confirmés par Fries en 1911 [**44** et **45**].

Christman (1905) [**20**], reprenant l'étude de deux Urédinées, *Cœoma nitens* et *Phragmidium speciosum,* trouve, lui aussi, une fusion cellulaire à la base de la file des écidiospores. Dans ces espèces toutefois, cette fusion se fait entre deux cellules semblables à celles que Blackman dénomme oogones. Christman ne considère pas la cellule stérile comme un trichogyne, mais comme une cellule abortive sœur du gamète. L'auteur est, en outre, très sceptique sur la nature sexuelle des spermaties, il les considère plutôt comme des conidies abortives du tronçon uninucléé. Il croit observer plus de deux chromosomes pendant les divisions conjuguées, sans toutefois déterminer leur nombre exact.

En 1907 [**21**], le même auteur étudie encore d'autres formes d'Urédinées et retrouve toujours à la naissance du tronçon binucléé la fusion entre 2 grosses cellules différenciées et non le passage du noyau d'une petite cellule végétative dans la grosse cellule fertile.

Christman résume ainsi son opinion sur le cycle évolutif des Urédinées : « it cannot be decided perhaps on the data at present available wether the fusion at the end of the uninucleated generation is of primary or secondary nature and origine ; there can be no question however that it is physiologically the fertilisation stage in the development of the rusts, and that it is the beginning of a sporophyte generation which ends with the reduction division in the germinating teleutospore as described by Maire and later by Blackman. »

Harper, ayant observé chez plusieurs Ascomycètes, en plus de la caryogamie « dangeardienne » dans l'asque, une première caryogamie à la suite d'une fusion entre gamètes à la naissance du périthèce, émet [**57**, p. 87] et [**58**] une hypothèse un peu particulière sur le cycle évolutif des champignons supérieurs.

Chez les Ascomycètes, il y aurait à l'origine du périthèce une fécondation typique donnant naissance à un sporophyte dont les noyaux auraient $2n$ chromosomes. L'énorme développement de l'asque aurait provoqué, selon le principe de la proportionnalité nucléo-protoplasmique, l'augmentation du noyau : 1° par inhibition de la division cellulaire ; 2° par la fusion de deux noyaux sporophytiques. Le présence de deux fusions nucléaires dans un cycle évolutif, dont la première seule est réellement sexuelle, aurait amené, chez les Ascomycètes, l'existence de trois divisions réductrices au lieu des deux que l'on trouve partout ailleurs.

Chez les Urédinées, il y a, dit Harper, reproduction sexuelle par fécondation végétative, le sporophyte étant cependant modifié par la présence de divisions conjuguées. La division conjuguée est peut-être apparue tout d'abord comme elle semble commencer à apparaître chez le *Pyronema confluens* et le *Pustularia vesiculosa*, juste avant la fusion nucléaire de la cellule-mère de spore. Ayant pris une extension de plus en plus grande, la division conjuguée aurait rétrogradé jusqu'à l'œuf et dès ce moment les pronucléi ne s'étant plus fusionnés, le sporophyte a eu deux noyaux au lieu d'un noyau double, et seule la fusion nucléaire de la cellule-mère de spores a persisté. Une des fusions nucléaires ayant disparu, on ne trouve plus que deux divisions réductrices à la méiose.

Chez les autres Basidiomycètes, les choses se passent probablement de la même manière, mais la fusion cellulaire semble avoir disparu, dans certaines espèces du moins, à la naissance du sporophyte.

En 1906, Blackman et Fraser [**12**], reprenant l'étude cytologique d'un certain nombre d'Urédinées, montrent que la fusion cellulaire à la naissance du tronçon binucléé peut se faire selon trois modes :

1° Entre deux cellules-oogones différenciées, mode décrit d'abord par Christman et que ces auteurs retrouvent chez *Melampsora Rostrupi*.

2° Entre un oogone et une cellule végétative *(Phragmidium violaceum)*.

3° Entre deux cellules végétatives *(Puccinia Poarum)*.

Depuis lors, un grand nombre d'auteurs, entre autres Dittschlag (1910 [**37**], Fromme (1912) [**46**], Werth et Ludwig (1912) [**122**], etc. ont retrouvé la fusion cellulaire à la base du tronçon binucléé des Urédinées ; Maire lui-même (1910) [**76**] en étudiant *Puccinia Bunii*, espèce chez laquelle il avait cru voir une simple division de noyau à l'origine du tronçon binucléé, y retrouve une plasmogamie entre deux grosses cellules différenciées, selon le mode découvert par Christman.

A l'encontre des auteurs cités plus haut, Dangeard continue à attribuer une signification sexuelle exclusivement à la caryogamie intracellulaire et n'attribue que peu d'importance à l'origine du dicaryon.

Chez les Ascomycètes, il arrive à des résultats différents de ceux de Harper ; il affirme que les organes sexuels sont toujours abortifs et non fonctionnels, et que, chez ces Champignons comme chez les Basidiomycètes, la sexualité primitive a été remplacée par la fusion nucléaire dans la cellule-mère de spores (1).

Quant à la fusion cellulaire trouvée par Blackman à l'origine du tronçon binucléé des Urédinées, Dangeard la considère comme un simple moyen pour le mycète d'obtenir une origine différente des noyaux copulateurs (1903) [**33,** p. 135].

Il résulte de cet exposé d'ordre historique que, malgré les interprétations différentes, tous les auteurs sont aujourd'hui d'accord sur l'existence de deux tronçons dans l'évolution des champignons supérieurs ; mais, alors que l'origine du tronçon binucléé semble bien connue chez le *Pyronema confluens* et un certain nombre d'Urédinées, il n'en est pas de même chez les Autobasidiomycètes, au

(1) Dans un travail récent, Claussen (1912) [**22**] a suivi avec beaucoup de soin l'évolution du *Pyronema confluens ;* il émet une interprétation intermédiaire entre celle de Dangeard et celle de Harper. Il voit l'union réelle de l'ascogone et de l'anthéridie et le passage des noyaux mâles dans la cellule femelle, faits que Dangeard nie ; mais au lieu de se fusionner deux par deux, comme le croit Harper, les noyaux s'accoupleraient, formant autant de dicaryons. Après un certain nombre de divisions conjuguées, deux noyaux d'une même paire se fusionnent dans l'asque. D'après les travaux de ce savant, l'évolution nucléaire du *Pyronema* serait donc analogue à celle des Urédinées.

sujet desquels, jusqu'à maintenant, on n'a fait qu'émettre des hypothèses. Seul, Kniep [69] a récemment déclaré que le premier dicaryon du tronçon binucléé est, chez l'*Hypochnus terrestris*, formé par les deux noyaux de la basidiospore. Mais Kniep reconnaît lui-même que c'est là un cas exceptionnel.

C'est pour étudier la cytologie, encore mal connue, du mycélium des Basidiomycètes, et pour essayer d'éclairer le problème de l'origine du tronçon binucléé chez ces champignons, que nous avons entrepris le présent travail. Nous avons accordé une attention toute spéciale à tous les phénomènes d'anastomose, soit entre filaments voisins, soit entre cellules successives d'un même filament (*anses* ou *boucles* d'anastomose) (1). Etant arrivée, au bout de deux ans de travail, à des résultats qui nous paraissent intéressants, nous les publions malgré les nombreuses lacunes que présentent nos recherches et que nous sommes la première à reconnaître.

Ce Travail a été effectué au laboratoire de Botanique de l'École Normale Supérieure, sous la savante direction de Monsieur le Professeur Matruchot. Nous tenons à exprimer ici toute notre reconnaissance à notre excellent Maître, qui n'a cessé de nous témoigner son encourageante bienveillance. C'est lui qui nous a engagée à entreprendre cette étude et qui nous a aidé de ses conseils pour la mener à bonne fin.

Nous remercions aussi Monsieur le Professeur Nageotte, à qui nous sommes redevable des quelques connaissances de technique histologique qui nous ont permis de poursuivre ces recherches délicates.

Qu'il nous soit permis enfin d'adresser quelques mots de remercîment à Monsieur Millot, Professeur de dessin au Muséum, qui a bien voulu nous donner des conseils pour l'exécution des planches et dessiner avec son talent habituel certaines de nos figures (2).

(1) *Schnallen* des auteurs allemands, *Clamp connections* des auteurs anglais.

(2) Toutes nos figures (planches et texte) ont été dessinées par nous à la chambre claire et reproduites pour la gravure ou la phototypie par Mlle Y. Heff.

B. — TECHNIQUE

I

Obtention du matériel et Cultures pures.

Nous avons obtenu du mycélium en abondance en faisant des cultures pures à partir de spores.

Nous avons choisi nos objets d'étude parmi les espèces dont le mycélium adulte présente des anses d'anastomose ; trois se sont montrées particulièrement favorables à l'étude cytologique : *Coprinus fimetarius* L. (1), *Armillaria mucida* Schrad. et *Tricholoma nudum* Bull.

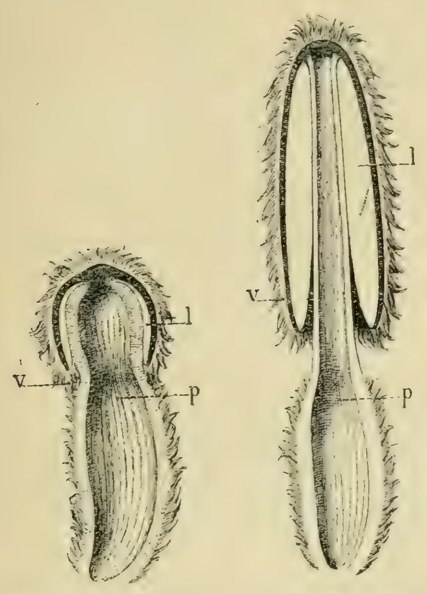


Fig. 1. — *Coprinus fimetarius* : Carpophore jeune. Les lamelles (l) sont encore très étroites, le pied (p) trapu et le revêtement pileux qui constitue le voile (v) encore continu. — Gr. 3 X.

Fig. 2. — *Coprinus fimetarius :* Carpophore, dont le pied (p) commence à s'allonger quelques heures avant l'épanouissement. Les lamelles (l) sont larges et le voile (v) rompu. — Gr. 2 X.

a) *Obtention du matériel pour l'étude des germinations et des mycéliums jeunes.*

Les spores ont été semées dans un liquide nutritif en gouttes pendantes, dans des cellules Van Tieghem. Il est facile, dans ces conditions, d'étudier les petits mycéliums au jour le jour, sur le vivant, à un fort grossissement. Au moment voulu,

(1) Le *Coprinus fimetarius* L. appartient, d'après Ricken [**98**], au groupe des *Velocóprinus* Mass. Ceux-ci sont caractérisés par un voile qui recouvre entièrement les jeunes carphophores, et qui laisse, comme dernier vestige à la surface du chapeau épanoui, des écailles laineuses ou floconneuses (fig. 1 et 2 du texte). Dans ce groupe, les lamelles se liquéfient plus ou moins complètement, ainsi que

on les fixe, on les colore et on peut en faire l'étude cytologique.

Les spores de Coprin germent, en général, facilement dans les cultures en cellules sur milieux liquides, par exemple sur décoction de fumier, de pruneaux, de carottes, et même dans l'eau pure. Dans les autres espèces, la proportion de germination, par rapport aux spores semées, est très faible, et ceci pour deux raisons, semble-t-il :

1° Parce que les conditions de culture ne sont pas excellentes dans une cellule Van Tieghem, où le liquide nutritif est forcément peu abondant et l'aération insuffisante.

2° Parce que, même dans des conditions favorables, il semble exister, chez de nombreux Basidiomycètes, une grande proportion de spores abortives qui ne germent jamais, ainsi que l'a constaté, au cours de ses nombreuses expériences de culture, M. le Professeur Matruchot.

b) *Obtention du matériel pour l'étude du mycélium adulte.*

Le mycélium adulte est celui qui forme des feutrages cotonneux sur le substratum.

Pour l'étude de sa morphologie externe, il nous a suffi de

le chapeau tout entier. Le *Coprinus fimetarius* se rapproche beaucoup du *Coprinus stercorarius* (Bull. 1791), et surtout du *Coprinus lagopus* (Fries 1838). Du *Coprinus stercorarius*, il se distingue facilement par plusieurs caractères, les plus importants étant : 1° l'absence de sclérote ; 2° la plus grande taille des spores (12-14 μ × 6-8 μ pour le *Coprinus fimetarius ;* 9-10 μ × 6-7 μ pour le *Coprinus stercorarius);* 3° la présence d'oïdies dans le mycélium jeune : celles-ci, d'après Brefeld, [**16**, p. 14], ne se développent jamais chez le *stercorarius,* le Coprin que Van Tieghem et Rees désignent de ce nom étant en réalité, selon Brefeld, le *Coprinus lagopus.*

Le *Coprinus fimetarius* est plus difficile à distinguer du *Coprinus lagopus,* dont il a le port et l'aspect; comme lui, il ne forme jamais de sclérote, et, ainsi que nous le verrons dans la suite, son mycélium jeune est, comme celui du *Coprinus lagopus*, riche en oïdies. Certaines particularités néanmoins permettent de distinguer ces deux champignons : 1° le stipe de *Coprinus lagopus*, blanc, creux et très cassant, est recouvert sur toute son étendue *de longs poils visibles;* celui du *Coprinus fimetarius*, également blanc, creux et cassant, est *au contraire glabre, sauf au niveau d'un renflement basal* couvert d'écailles floconneuses, ou, plutôt, de pinceaux squarreux (Pl. 1, fig. 9) ; 2° à maturité, le chapeau du *Coprinus lagopus* se retourne en forme de petite coupe dont les bords se roulent de plus en plus ; celui du *Coprinus fimetarius* se fend tellement avant de s'enrouler qu'il n'arrive jamais à prendre l'aspect d'une coupe ; 3° le chapeau du *Coprinus lagopus* présente sous le revêtement pileux une couleur blanche au premier âge ; plus tard, il devient gris ou même noir, lorsque les spores mûres se voient par transparence ; il est entièrement cannelé. Le chapeau de *Coprinus fimetarius* est gris beige dès le jeune âge, devenant gris, puis noir à la maturité des spores ; il est cannelé et fissuré, sauf au niveau d'une calotte apicale, brune, complètement lisse (Pl. 1, fig. 9). En résumé, bien que se rapprochant du *Coprinus lagopus* par plusieurs caractères morphologiques, le *Coprinus fimetarius* en est bien nettement distinct.

prélever des fragments et de les dissocier avec de très fines aiguilles. Les filaments ont été colorés au bleu lactique.

Pour l'étude du mode de croissance, ainsi que pour l'étude cytologique, il est nécessaire d'avoir des cellules jeunes et des filaments bien étalés qu'on puisse suivre sur une longueur de plusieurs cellules. Pour cela, nous avons fait pousser le mycélium directement sur lame ou sur lamelle. En transportant de petits fragments de mycélium adulte dans une goutte pendante en cellule Van Tieghem, on obtient, quelques jours plus tard, une auréole de jeunes filaments divergents. Si la portion de mycélium semée est trop grande, elle produit, au bout d'un à deux jours, une houppe hémisphérique difficile à manipuler et à examiner. Si, au contraire, on sème une très petite quantité de mycélium, les hyphes qui en naissent traversent la goutte pendante et poussent en une couche unique étroitement appliquée contre la lamelle. Au bout de 3 à 4 jours, cette dernière sera complètement recouverte de mycélium. Les cultures en cellules Van Tieghem permettent seulement l'étude de filaments jeunes et non celle des transformations que subissent ultérieurement les hyphes mycéliennes.

Pour étudier ces transformations, quelques fragments, prélevés sur les cultures pures, ont été cultivés sur lames dans des tubes Borrel. Les cultures en tubes Borrel ont l'avantage de présenter au mycélium une plus grande abondance de liquide nutritif, et une plus grande surface de verre sur laquelle il puisse pousser. Malheureusement la plupart des mycéliums cultivés dans ces conditions présentent, au bout de quelques jours, une telle réduction de calibre et un tel appauvrissement de contenu cellulaire, que l'on ne peut plus en faire l'étude cytologique.

Le *Tricholoma nudum* seul supporte d'être cultivé sur lames en tubes Borrel pendant plusieurs semaines avant de présenter des phénomènes de dégénérescence.

II

Technique histologique.

a) *Fixation.* — Les fixateurs employés ont été : le liquide de Flemming (fort), le bichromate acétique de Tellyesniczsky, l'alcool sublimé de Schaudinn et surtout le picroformol de Bouin, auquel

nous ajoutons assez d'alcool pour qu'il mouille le mycélium. Ce dernier fixateur, ainsi modifié, nous a donné des résultats moins aléatoires que le liquide de Bouin ordinaire. Ce liquide a eu pour nous l'avantage de débarrasser de ses inclusions lipoïdes le protoplasme et de détruire les granulations métachromatiques, ce qui nous permettait de faire des colorations presque exclusivement nucléaires.

b) *Coloration.* — Après la fixation au Flemming et au bichromate acétique, nous avons employé l'hématoxyline ferrique (Heidenhain), et les doubles colorations : hématéine-safranine (Regaud) safranine-vert lumière (Babès). Après le Bouin et les autres fixateurs, nous avons employé l'hématoxyline ferrique, l'hématéine et le glychémalun.

La plupart des préparations colorées par la méthode de Heidenhain étaient traitées ensuite par les colorants protoplasmiques tels que : éosine, fuchsine acide, vert lumière. Ce dernier colorant nous a paru le meilleur, ayant la propriété de foncer un peu et de rendre plus nettes les colorations de l'hématoxyline.

Nous avons trouvé indispensable, pour obtenir une bonne coloration très élective, de mordancer les préparations pendant 12 à 24 heures dans l'alun de fer à 3-4 °/₀ et de les colorer ensuite pendant 12 heures dans la solution d'hématoxyline.

Après la forte coloration ainsi obtenue, nous différencions, sous le microscope, jusqu'à ce que la membrane et le protoplasme soient à peine colorés. Les noyaux, par contre, montrent un nucléole très noir et la chromatine garde une teinte gris bleu plus ou moins foncée.

La coloration à l'hématéine ou au glychémalun est facile et réussit en général. Elle donne des images moins nettes cependant que les préparations à l'hématoxyline ferrique.

Pour la double coloration nucléaire, nous avons employé, avec plein succès, la coloration hématéine-safranine selon Regaud. Cette méthode, beaucoup plus facile, et moins aléatoire que la triple coloration de Flemming, est excellente. Le nucléole se colore en rouge vif, la chromatine en violet, le protoplasme et les membranes en un violet plus clair.

L'étude histologique du mycélium des Basidiomycètes est d'une

grande difficulté : 1° à cause de la faible dimension des noyaux ; 2° parce qu'il est délicat de manipuler des cultures sur lames ou sur lamelles sans détacher ou enchevêtrer les hyphes qui, en général, adhèrent très faiblement au verre ; 3° parce que ce matériel est extrêmement capricieux. On observe, en effet, qu'en faisant une série de préparations avec la même espèce, et en les traitant toutes de la même manière, quelques-unes se colorent parfaitement, tandis que les autres ne présentent aucune électivité. Nous avons remarqué qu'une des causes d'insuccès pouvait être la présence de bactéries, même peu nombreuses. Dans les cultures impures, les hyphes se colorent sans électivité, même lorsque le mycélium est assez sain pour continuer à pousser normalement et pour produire des fructifications abondantes. Nous ne savons pas trop comment expliquer cette inconstance de colorabilité ; elle est due, peut-être, à ce que l'acidité et l'alcalinité des cultures varie d'un moment à l'autre, et à ce que ces changements empêchent ou favorisent l'action des fixateurs et des colorants.

II

ÉTUDE MORPHOLOGIQUE ET CYTOLOGIQUE DES MYCÉLIUMS

A. — DÉFINITION DES DIVERSES SORTES DE MYCÉLIUMS CHEZ LES BASIDIOMYCÈTES

Les Hyménomycètes qui font l'objet de cette étude, de même qu'un grand nombre de Basidiomycètes, présentent, au cours de leur développement, des mycéliums différents les uns des autres.

On trouve chez les auteurs et déjà chez Brefeld, Van Tieghem, Istvanffi, etc., des descriptions qui se rapportent aux différents types de mycélium. Il faut cependant arriver aux monographies récentes de Richard Falck pour trouver une étude systématique de leur morphologie externe et une définition claire des diverses catégories de filaments mycéliens. Au cours de la présente étude, nous adopterons les termes introduits par Falck, auquel nous empruntons, en les condensant un peu, les définitions qu'on va lire :

On a considéré, jusqu'à présent, dit Falck [**40**, p. 102], le corps végétatif des Basidiomycètes comme un système morphologique simple, dont les éléments, les hyphes, auraient une structure uniforme, et, toutes une même fonction, comme cela s'observe du reste pour le mycélium des champignons les plus simples, les Phycomycètes. Une étude plus attentive a démontré que le corps végétatif des Basidiomycètes se compose d'un certain nombre de systèmes mycéliens qui sont différenciés par leur structure et leur fonction.

D'après l'ordre d'apparition, on doit distinguer trois groupes de mycéliums que Falck dénomme : primaire, secondaire et tertiaire (1).

(1) Les termes mycélium primaire et mycélium secondaire ont été employés par

Le *mycélium primaire* est celui qui naît immédiatement à partir des basidiospores. Le calibre de ce mycélium diminue en général graduellement à partir de celui du tube germinatif et atteint un diamètre relativement faible, caractéristique de ce mycélium primaire. Le mycélium primaire se distingue encore par le fait que les tubes germinatifs, ainsi que les hyphes qui en sont issues, poussent enchevêtrées sans aucune orientation définie. Entre les différentes branches enchevêtrées se forment de nombreuses anastomoses qui transforment le tout en un réseau mycélien.

Dans le mycélium primaire, on ne voit pas apparaître une différenciation nette entre filaments principaux et filaments latéraux, les ramifications étant par leurs formes et leurs dimensions, égales ou presque égales aux filaments parents.

Les anses ne se forment jamais dans le mycélium primaire.

Le *mycélium secondaire* est un système uniforme de filaments particulièrement différenciés, de formes et de dimensions constantes, et dont la ramification se fait d'une façon régulière ; *ces filaments présentent des anses aux cloisons transversales.* Le mycélium secondaire est, en général, capable de subir ultérieurement une différenciation plus poussée.

Le *mycélium tertiaire* est celui qui a subi une spécialisation plus avancée. Il est composé d'éléments très différents les uns des autres et constitue tous les tissus mycéliens (faux tissus) qui forment les organes complexes de ces champignons supérieurs (carpophores, sclérotes, rhizomorphes, cordons, etc.)

B. — ÉTUDE DU MYCÉLIUM DU *COPRINUS FIMETARIUS*

1) MYCÉLIUM PRIMAIRE

a. — Morphologie externe

Spore. — La spore du *Coprinus fimetarius* est relativement grande ; elle mesure en moyenne 14 μ de long sur 8 μ de large. Elle est brun

Fayod [**39**, p. 187] dans un sens tout différent de celui que nous adoptons dans le présent ouvrage. Pour cet auteur, le *mycélium primaire* est celui qui provient directement des spores ou d'un mycélium ancien, le *mycélium secondaire* celui qui dérive du carpophore déjà développé.

foncé ou tout à fait noire à maturité ; sa forme est ovoïde, arrondie à l'un des bouts et pointue à l'autre. La spore tient au stérigmate par son bout le plus pointu. Elle est souvent asymétrique, ayant une face plus bombée que l'autre (Pl. 1, fig. 1). Les spores des diverses autres espèces de *Coprinus* que nous avons eu l'occasion de voir ne présentaient pas cette particularité.

Germination. — Lorsqu'on sème quelques spores en cellules Van Tieghem, on voit beaucoup d'entre elles germer dès le premier jour. D'autres germent plus tard, et d'autres ne germent jamais.

Aux stades les plus jeunes (Pl. 1, fig. 2), que souvent l'on observe déjà au bout de 8 à 12 heures, la spore, ayant conservé sa forme et sa dimension, pousse au pôle le plus arrondi un *utricule germinatif*, grosse boule de protoplasme réfringent et homogène, atteignant en général un diamètre de 10 μ. L'utricule ne tarde pas à s'allonger en un *tube germinatif* large de 5 à 6 μ.

La vitesse de croissance des jeunes mycéliums varie beaucoup avec l'aération du milieu, l'abondance de la nourriture, l'humidité de l'atmosphère, et surtout la température. En hiver, par une température de 5 à 10°, il faut attendre 18 à 24 heures pour voir apparaître les premières ramifications du tube germinatif, qui, en été, à une température de 15 à 20°, apparaissent au bout de quelques heures.

Comme nous le voyons dans les fig. 3, 5 et 6 de la pl. 1, la première branche latérale, déjà moins large que le tube germinatif, se forme souvent à angle droit, plus ou moins près de la spore. La branche principale, elle aussi, va se rétrécissant à mesure qu'elle s'allonge. D'autres branches naissent en un endroit quelconque, souvent à angle droit, quelquefois poussant vers l'avant ou vers l'arrière, sans orientation définie. (Pl. 1, fig. 4 et 5).

De 12 à 24 heures plus tard, si la croissance n'est pas arrêtée par le dessèchement de la goutte pendante ou autre influence nocive, on obtient un petit mycélium abondamment ramifié, disposé en rosette autour de la spore. Celui que nous figurons (Pl. 1, fig. 7) ne montre encore qu'une cloison ; parfois à ce même stade, on observe d'assez nombreuses membranes transversales à des intervalles irréguliers

Les mycéliums qui poussent bien semblent se cloisonner moins tôt que ceux qui végètent mal. Les cloisons apparaissent néanmoins toujours au bout de quelques jours.

Cloisonnement. — Les cloisons sont de deux sortes : 1° celles qui se forment dans les hyphes remplies de protoplasme et en pleine croissance ; 2° celles qui se forment tardivement dans les hyphes plus ou moins vides, et qui viennent découper les cellules préexistantes ou les régions restées apocytiques jusque-là.

La formation des cloisons a été étudiée par Baum (1900) [**4**] chez les *Coprinus lagopus* et *ephemericus* (?). Pour les cloisons de la première catégorie, il décrit leur formation à peu près en ces termes :

Des granules réfringents et blanchâtres apparaissent de bonne heure, au bout d'une demi-journée environ, dans le tube germinatif. D'abord épars dans le protoplasme, ils s'assemblent selon un plan transversal du filament plein de protoplasme. Aux dépens de ces granules se forme une plaque cellulaire qui apparaît simultanément dans toute son étendue. Dans cette plaque, se montre bientôt la cloison elle-même, sous forme d'une ligne mince et foncée.

Le cloisonnement tardif des filaments à moitié vides est très fréquent. Ces cloisons se forment, d'une façon générale, comme un épaississement de la membrane qui s'avancerait graduellement jusqu'au milieu de la cellule, et ceci même lorsque la cloison transversale se fait dans un pont protoplasmique préexistant. (Cf. Baum, Pl. 2, fig. 5). Il arrive souvent que ces cloisons restent incomplètes, comme un rebord ou épaississement de la membrane (Cf. Baum, Pl. 2, fig. 8).

Baum dit en outre que les cloisons tardives se forment très souvent dans un pont protoplasmique entre deux vacuoles. On voit alors le protoplasme de ce pont devenir très réfringent, et prendre la forme d'une plaque cellulaire ordinaire.

Cette formation est si fréquente que Riesseck (1), en 1853, croyait que les cloisons sont des ponts protoplasmiques durcis. Au premier abord, c'est, en effet, l'impression produite, et ceci d'autant plus que l'on voit toujours se former rapidement des cloisons dans un mycélium dont la croissance est inhibée et dont le protoplasme se vacuolise (Pl. 2, fig. 1).

Croissance ultérieure du mycélium. — Le jeune mycélium que nous avons obtenu au bout de 24 à 48 heures est plus ou moins cloisonné, à cellules allongées, dont le calibre varie, selon l'abondance de la

(1) Nous citons Riesseck d'après Baum [4].

nourriture, de 1 à 3 μ; il devient, au bout de 5 à 8 jours, un réseau enchevêtré qui se voit à l'œil nu comme une petite membrane blanche dans la goutte pendante.

Les branches poussent par croissance terminale et intercalaire et forment des rameaux latéraux. Ceux-ci naissent souvent à angle droit, et prennent bientôt le même diamètre et la même importance que les branches sur lesquelles ils sont nés. Seules les trois ou quatre premières ramifications, issues des tubes germinatifs, sont encore longtemps reconnaissables comme les rayons principaux de la rosette mycélienne que nous voyons se développer dans la goutte nutritive.

Au centre de la rosette, les hyphes enchevêtrées s'anastomosent, formant un réseau mycélien. A la périphérie, au contraire, on voit les pointes des filaments, libres encore, sortir de la goutte et continuer à pousser à la surface de la lamelle.

Transformation ultérieure de vieilles cellules du réseau mycélien. — A mesure que le réseau mycélien que nous venons de décrire, à hyphes étroites, élancées et uniformes, s'accroît à sa périphérie par de jeunes pointes (Pl. 4, fig. 1 et 2), les cellules des régions les plus anciennes, les plus rapprochées des spores, se vacuolisent et se vident peu à peu (Pl. 6, fig. 1).

Le vieillissement est accompagné d'un cloisonnement tardif, qui divise en cellules le tube germinatif et les premières branches, restés jusque-là apocytiques (Pl. 6, fig. 1). En général, ces vieilles cellules s'hypertrophient, prenant un diamètre de 4 à 10 μ. Elles ont des formes de tonnelet, de saucisse, de sphère. De nouvelles branches peuvent pousser encore çà et là sur ces vieilles cellules (Pl. 3, fig. 3). Elles aussi sont courtes et larges, pauvres en protoplasme. On remarque quelquefois de courts chapelets de deux à trois cellules arrondies, qui ressemblent beaucoup à ce que Van Tieghem avait décrit tout d'abord comme étant des carpogones, avec trichogyne et pédicelle.

Oidies. — Pour donner une idée des aspects successifs du mycélium primaire et de son évolution, nous avons laissé de côté un point important de sa morphologie : la formation des oïdies ou stylospores, conidies à membrane mince, que Rees, Van Tieghem, Kirchner, Eidam, etc., avaient prises pour des gamètes mâles.

Dans la plupart des cultures, on voit apparaître, au bout de 4 ou 5 jours et même parfois dès le deuxième jour, de courtes branches particulières, à croissance limitée, latérales pour la plupart ; parfois elles se trouvent seulement en quelques points isolés de la culture, d'autres fois, en grand nombre sur toute l'étendue du mycélium. A l'extrémité arrondie et sur les flancs de ces branches, on voit à un moment donné apparaître de petites hernies, plus ou moins nombreuses et disposées régulièrement les unes à côté des autres. Tout le protoplasme de la branche se déverse dans ces bourgeons, qui s'allongent et se transforment en autant de petites hyphes cylindriques et droites, ayant à peine 1 μ de diamètre (Pl. 2, fig. 1, 2, 3 et 4). Lorsque ces hyphes, en forme de baguette, atteignent une certaine longueur, elles forment une cloison à leur base. Les cellules ainsi formées se détachent quelquefois immédiatement du filament porteur : la couche moyenne de la cloison basilaire se gélifie et la cellule terminale est mise en liberté, formant une *oïdie*. Dans la plupart des cas cependant, la petite hyphe oïdiale s'allonge davantage par croissance terminale et forme, lorsque les membranes se gélifient, de 2 à 10 oïdies qui ont de 2-8 μ de long (Pl. 2, fig. 1 à 4). Chaque article est encore capable de se diviser deux ou trois fois après s'être détaché du filament porteur ou *oïdiophore*. Le nombre d'hyphes oïdiales portées par chaque oïdiophore varie dans de larges limites. Quelques-uns en produisent 1 ou 2 à peine, d'autres des bouquets de 30-50 baguettes. Suivant la quantité d'oïdiophores formés sur un mycélium et la quantité d'oïdies nées sur chaque oïdiophore, la production d'oïdies varie beaucoup d'un mycélium à l'autre. Quelques cultures en présentent très peu, ou même pas du tout, d'autres des quantités énormes remplissant toute la goutte nutritive et cachant en partie les mycéliums qui la parcourent.

Dans quelques cultures on peut voir les pointes mêmes des filaments porter des oïdies (Pl. 2, fig. 1 et 2) ; dans ce cas la croissance peut être arrêtée pendant quelque temps. Nous avons eu, pendant plus de 15 jours, des mycéliums en cellules, dont la croissance était inhibée par une formation extraordinaire d'oïdies ; toutes les pointes mycéliennes devenaient oïdiophores, et cessaient de s'accroître. Les axes adventifs qui se formaient subissaient le même sort.

La fig. 1 de la pl. 2 reproduit un mycélium de 10 jours dans lequel la formation d'oïdies avait commencé dès le deuxième jour.

Pendant les 8 derniers jours de son existence, ses hyphes ne se sont pour ainsi dire pas allongées, mais ont produit une quantité extraordinaire d'oïdies, qui remplissaient toute la goutte nutritive.

On considère, en général, que la sécheresse, une température trop basse ou trop élevée, ou tout autre facteur ayant une action retardatrice sur le développement du mycélium, favorise la formation d'oïdies. Ceci est peut-être vrai en partie, mais nous pouvons affirmer, d'après de nombreuses observations, qu'il existe une grande différence individuelle des mycéliums à ce point de vue : les uns, mis dans des conditions nettement défavorables, vivent quelque temps et finissent par mourir sans jamais former d'oïdies ; d'autres, au contraire, en forment abondamment malgré de bonnes conditions d'aération, de nourriture et de température.

Remarquons enfin que les oïdiophores se forment presque toujours sur des filaments régulièrement cloisonnés et non sur des filaments apocytiques, et en outre que chaque cellule n'en porte qu'un seul (Pl. 2, fig. 2). Après la formation des oïdies, les oïdiophores restent absolument vides ; ils sont parfois divisés en étages par des cloisons tardives (Pl. 2, fig. 4 et Pl. 8, fig. 5) ; leur extrémité renflée porte souvent les cicatrices d'insertion des oïdies (Pl. 2, fig. 2).

Signification des oïdies. — Comme nous l'avons vu plus haut, les oïdies ont été considérées comme des éléments de première importance, comme des cellules mâles, par Rees, Kirchner, Eidam, et Van Tieghem lui-même.

Mais Van Tieghem [**115**], ayant réussi à faire germer les oïdies de *C. plicatilis* et de *C. stercorarius*, les reconnut dès lors pour des conidies essentiellement éphémères.

En semant un petit nombre de *bâtonnets* dans une goutte nutritive, Van Tieghem les vit, en peu d'heures, se gonfler et devenir ovales ou sphériques. Après cette « nutrition préalable », les oïdies poussent un tube mycélien vigoureux bientôt ramifié, à branches anastomosées. Deux jours après, les petits mycéliums forment à leur tour des bouquets de baguettes. Telle serait, d'après l'auteur, la germination normale.

D'autre part, semées en grand nombre, les oïdies, se trouvant trop rapprochées, émettent des tubes qui les unissent entre elles,

mais la germination en reste là. Mises dans une culture de mycélium de même espèce, les oïdies se comportent de la même manière, envoyant souvent perpendiculairement à leur axe un tube qui se déverse dans une cellule mycélienne voisine. Les oïdies sont donc capables de se fusionner avec n'importe quelle cellule mycélienne, entre autres avec les cellules élargies en forme d'ampoules que Van Tieghem prenait tout d'abord pour des organes femelles. Ces diverses copulations sont, comme le dit Van Tieghem, des débuts de germination et une manifestation de la tendance à l'anastomose que possèdent toutes les cellules de ces mycéliums.

Brefeld [**16**] (1) considère, lui aussi, les oïdies comme des conidies, mais *rudimentaires,* ayant perdu leur faculté de germer. Ces corpuscules, ayant complètement disparu du cycle évolutif de certains Coprins, par exemple *C. stercorarius* (2), seraient, d'après l'auteur, en voie de disparition chez le *C. ephemeroides, ephemerus, lagopus,* etc. Brefeld n'a jamais vu, chez aucun Hyménomycète, d'anastomose d'oïdies les unes avec les autres ni avec les filaments voisins, pas plus que la germination décrite par Van Tieghem.

Mais, depuis lors, d'autres auteurs, et parmi eux Falck, élève de Brefeld, ont obtenu la germination d'oïdies de divers Basidiomycètes et ont ainsi confirmé en partie les observations de Van Tieghem.

Tandis que les oïdies de Coprin sont, comme le fait remarquer Van Tieghem, très éphémères, et ne sont capables de germer qu'immédiatement après leur formation, celles de *Lenzites sepiaria,* au contraire, malgré leurs membranes non épaissies, germent encore, dit Falck [**40**], après avoir été gardées pendant une année dans un tube contenant du chlorure de calcium, c'est-à-dire dans une atmosphère extrêmement sèche.

(1) « Die Stäbchen sind, meiner Auffassung nach, rudimentäre Organe, nich « mehr keimfähige Conidien. Sie sind, beim *Coprinus stercorarius* aus dem « Entwicklungsgange bereits verschwunden; es kamen in den Tausenden von « Culturen, welche ich gemacht habe, nicht eine Spuhr von ihnen zum Vorschein. « Auch beim *Coprinus lagopus* treten sie mitunter gar nicht, dann spährlich und « je nach Umständen massenhaft, an wohl ausgebildeten Fruchtkörpern (oïdiophores) auf. Bei anderen Coprinusarten, sind sie seltene Bildungen, ebenso bei « verschiedene Agaricineen und andern Basidiomycetentypen. Sie keimen auch hier « niemals, nur bei Tremellinen keimen sie leicht und sicher, hier besitzen sie noch « den Werth von Conidien, den sie anderswo eingebüsst zu haben scheinen, ehe « sie, wie bei vielen Basidiomyceten, aus dem Entwicklungsgange verschwunden « sind. » (page 102).

(2) Le *C. stercorarius* de Brefeld n'est pas le même que celui de Rees et de Van Tieghem. Brefeld pense que ces auteurs ont eu affaire à son *Coprinus lagopus*.

Nous avons eu l'occasion de confirmer les observations de Van Tieghem : en effet, dans certaines cultures de mycélium primaire en tubes Borrel, le liquide nutritif étant très abondant, quelques oïdies ont germé. Les oïdies qui ont, lorsqu'elles se détachent de l'oïdiophore, 1 μ de large, et, en général, de 3-7 μ de long (Pl. 2, fig. 1 à 4), commencent par se gonfler énormément. Au bout de 2 jours on en trouve de toutes les dimensions, jusqu'à 15 μ de long et 4 μ de large (Pl. 2, fig. 5, 5′, 5″ et 6′). Beaucoup d'oïdies, ainsi gonflées, se désorganisent et dégénèrent, mais d'autres au contraire germent, poussant, en général, un tube à chacune de leurs extrémités (Pl. 2, fig. 6). Les tubes germinatifs de diverses oïdies s'anastomosent, donnant naissance à un nouveau réseau mycélien primaire. Dans la figure 7 de la pl. 2, on voit une oïdie très gonflée ayant formé un petit tube germinatif, s'anastomoser, ainsi que l'a décrit Van Tieghem, avec une cellule voisine.

Les oïdies sont donc, en définitive, des conidies très éphémères ou plutôt des propagules capables de germer, comme n'importe quelle cellule mycélienne, lorsqu'elles se trouvent dans de bonnes conditions, et capables aussi de se fusionner avec des cellules voisines, comme le font toutes les autres cellules du thalle.

Désarticulation d'hyphes mycéliennes. — Cultivés dans un milieu trop peu humide, les mycéliums primaires peuvent présenter une désarticulation par gélification de la membrane entre cellules voisines de filaments mycéliens quelconques. Les cellules ainsi séparées les unes des autres, et que l'on peut dénommer *pseudoïdies,* présentent souvent une grande hypertrophie et prennent l'aspect d'énormes sphères (Pl. 2, fig. 8). Ces cellules sont capables de germer dans des conditions favorables (Pl. 8, fig. 3). L'aspect macroscopique d'une culture d'hyphes ainsi désarticulées est souvent celle d'une tache blanche, mate et crayeuse.

b. — Étude cytologique du mycélium primaire.

Tout ce qui suit se rapporte au mycélium fixé et coloré par les méthodes indiquées précédemment.

Spores. — On sait que la spore reçoit un seul noyau de la baside qui la porte. Ce noyau, dans la plupart des Basidiomycètes, se

divise aussitôt en deux, de sorte que les spores mûres sont binucléées. Nous n'avons pas réussi à voir les noyaux des spores non germées, à cause de l'épaisseur de la membrane et de la densité du contenu. Mais, chez le Coprin, les choses doivent se passer comme ailleurs, car on voit toujours au moins deux noyaux dans les plus jeunes stades de germination.

Premiers stades. — Le protoplasme est dense, homogène. Il ne présente dans l'utricule aucune granulation colorée (Pl. 1, fig. 2). A mesure que le tube germinatif s'allonge, le protoplasme présente quelques vacuoles remplies d'un liquide clair, mais garde sa structure très dense aux pointes de croissance. La structure cytoplasmique est encore la même dans les premières branches latérales (Pl. 1, fig. 3 à 6).

En examinant les tubes germinatifs, on constate qu'il n'y a pas toujours un parallélisme parfait entre l'évolution de la forme extérieure et la multiplication des noyaux. Dans la pl. 1, fig. 2, nous avons un utricule germinatif présentant au moins 6 noyaux, en admettant qu'il n'en reste aucun caché sous la membrane de la spore. Dans la pl. 1, fig. 3, le tube germinatif s'allonge et commence même à former une branche latérale, mais ne contient encore que les deux noyaux. Cette figure est identique à la primitive fig. 9, de la pl. 5 de Maire. La spore qui germe émet, d'après cet auteur, un tube par son pore apical ; dans ce tube entrent les deux noyaux contenus dans la spore, et ces deux noyaux se séparent ou non par une cloison. Chez le *Coprinus fimetarius,* il ne se forme jamais de cloisons à un stade aussi jeune.

Dans les figures 4 et 6 de notre planche 1, un des noyaux est resté dans la spore, où on le voit parfaitement, malgré l'épaisse membrane, le contenu étant beaucoup moins dense que dans la spore non germée (1). L'autre noyau, passé dans le tube germinatif, s'y est divisé déjà plusieurs fois.

Les figures 1 et 2, pl. 3, représentent quelques branches d'un mycélium à peu près au stade de celui figuré en 7 planche 1. Les noyaux, très nombreux, sont répartis sans régularité dans des hyphes apocytiques.

Noyau. — Dans ces jeunes germinations, les noyaux au repos ont

(1) Ce détail s'est perdu à la reproduction phototypique.

tous la même structure; ils se composent d'une vésicule hyaline, limitée par une membrane d'une extrême finesse et renfermant un gros nucléole fortement colorable par l'hématoxyline et la safranine.

Nichols [**89**] représente, dans un tube germinatif très jeune, (voir sa figure 6) une division nucléaire indirecte avec fuseaux et deux masses chromatiques. A ce stade, nous n'avons pas vu de mitose, mais plusieurs figures semblant indiquer l'existence de divisions directes. Dans la fig. 4, pl. 1 et la fig. 2, pl. 3, on voit des noyaux à deux nucléoles. Le vésicule qui les contient s'allonge et s'étrangle vers son milieu, et ainsi se forment deux noyaux vésiculeux qui, reliés encore pendant quelque temps par un filament très net, s'éloignent l'un de l'autre (Pl. 1, fig. 5).

Mycélium primaire caractérisé. — Au bout de quelques jours, les hyphes sont ramenées au diamètre réduit caractéristique du mycélium primaire, c'est-à-dire de 1 à 3 μ de large. Elles sont élancées et plus ou moins régulièrement cloisonnées (Pl. 4, fig. 1 et 2).

Protoplasme. — Le protoplasme, encore abondant dans les pointes, se réduit peu à peu dans les cellules qui vieillissent et se condense en une traînée colorable vers le centre des cellules, semblant relier les noyaux aux cloisons (Pl. 4, fig. 2). Les cellules les plus vieilles se vident complètement (Pl. 6, fig. 1 et 2).

Lorsqu'on fixe au Flemming du mycélium, on voit souvent des gouttelettes de graisse noircies par l'acide osmique, ainsi que des granules métachromatiques qui se colorent fortement à l'hémalun. Ces granules, contenus dans des vacuoles, sont les uns petits, les autres aussi grands que les noyaux, avec lesquels on peut facilement les confondre, comme le dit Beauverie [**5**], qui les a étudiés chez le *Merulius*. Ils ont été observés par divers auteurs chez presque tous les Champignons et beaucoup de Protozoaires. Guilliermond [**47** et **48**] les considère comme des matières de réserve au même titre que les graisses et les glycogènes.

Nous n'avons pas fait l'étude des éléments figurés du protoplasme. Nous étant proposé d'étudier les conditions nucléaires des mycéliums, nous avons employé, autant que possible, des techniques qui nous permettaient de colorer exclusivement les noyaux et non les granules métachromatiques.

Noyaux. - Les figures 1 et 2 de la pl. 4 nous montrent des hyphes primaires tout à fait typiques. La fig. 2 a été dessinée d'après un tube apocytique encore très rapproché de la spore ; de celui-ci se détache une branche latérale que nous avons pu suivre. La partie apocytique contient plusieurs noyaux ; la branche elle-même est constituée de cellules presque toutes uninucléées. Une des cellules terminales a trois noyaux. Il y a une grande proportion de cellules uninucléées dans ces mycéliums primaires. On en trouve cependant beaucoup qui présentent 2, 3 et même 4 noyaux, surtout aux extrémités en voie de croissance active.

Maire a figuré un noyau au repos d'une cellule de mycélium primaire de *Coprinus radiatus*. On y voit une membrane, un petit nucléole et quelques granules chromatiques presque de la dimension de ce dernier.

Dans les cellules jeunes du mycélium primaire du *Coprinus fimetarius*, tous les noyaux sont vésiculeux, à membrane très mince, contenant un nucléole toujours relativement grand, parfois remplissant presque toute la cavité nucléaire et atteignant presque le diamètre de la cellule. La cavité nucléaire ne contient que très peu de chromatine.

Dans les cellules plus âgées, les noyaux ressemblent beaucoup plus à ceux que Maire et les autres auteurs décrivent : le nucléole est plus petit, souvent excentrique, contenu dans une petite vacuole intranucléaire ; entre la vacuole et la membrane cellulaire, on distingue un semis chromatique plus ou moins abondant (certains noyaux de la fig. 1, pl. 6).

A ce stade, souvent la membrane nucléaire semble disparaître complètement, et le contour du noyau devient flou (certains noyaux de la pl. 6, fig. 1 et 2). Dans les cellules plus vieilles encore, le nucléole disparaît aussi et le noyau se réduit à une tache chromatique qui pâlit peu à peu, et finit par disparaître, après avoir pris des formes bizarres et s'être fragmentée en plusieurs morceaux (Pl. 3, fig. 5).

Nous n'avons malheureusement vu aucun stade de mitose dans les filaments mycéliens primaires (1). Maire et Nichols ont figuré

(1) Sauf dans les oïdies dont nous parlerons plus loin.

des fuseaux à deux masses chromatiques, identiques à ceux que nous avons trouvés dans le mycélium secondaire.

Les noyaux des cellules anastomosées. — Les anastomoses sont, comme nous l'avons vu plus haut, fréquentes entre cellules primaires appartenant à des filaments voisins. Il est souvent facile de voir le passage d'un noyau d'une cellule dans l'autre. Lorsque les cellules sont multinucléées, il est difficile de suivre le sort des noyaux des deux cellules fusionnées. Lorsque les deux cellules sont uninucléées, au contraire, il est plus aisé de voir ce que les deux noyaux deviennent. Après la fusion des deux cellules on observe souvent un seul noyau dans l'article anastomotique (Pl. 6, fig. 2, en haut), ce qui ne peut provenir que de la fusion des deux noyaux ou de la caryolyse d'un d'entre eux. Par analogie avec ce que nous verrons plus loin dans les anastomoses des cellules secondaires, c'est cette dernière hypothèse qui nous paraît la plus probable.

Cloisons. — Baum dit, page 9 de l'historique de son travail : « Es stellte sich bald heraus, dass bei diesen niedrigen Pflanzen, kein solcher Zuzammenhang statt findet wie man ihn bei höher entwickelten Pflanzen, zwischen Kernteilung u. Querwandbildung ganz allgemein gefunden hat. » (1)

Chez les Siphomycètes à thalle continu ou très peu cloisonné, il est en effet probable que les quelques cloisons qui se forment n'ont aucun rapport avec la division nucléaire. Chez les Basidiomycètes, au contraire, certaines cloisons apparaissent régulièrement à la suite de mitose, et pour celles-ci l'affirmation de Baum n'est plus exacte. On peut distinguer, à ce nouveau point de vue, également deux sortes de cloisons : 1° *les cloisons des hyphes en voie de croissance,* qui se forment à la suite d'une mitose ; 2° *les cloisons tardives,* qui se forment indépendamment des noyaux.

Les tout jeunes mycéliums sont, nous l'avons vu plus haut, complètement dépourvus de cloisons ; c'est dans ces thalles encore apocytiques que nous avons cru observer des divisions directes; il existe peut-être dans ce cas un rapport étroit entre l'apocytie et l'amitose. Dès que les filaments sont devenus plus minces et que les

(1) « Il fut bientôt établi que chez ces plantes inférieures (les Champignons) il « n'existe pas entre les divisions du noyau et la formation de la cloison trans- « versale le même lien que l'on observe constamment chez les plantes supérieures. »

noyaux se disposent régulièrement les uns derrière les autres, l'apocytie cesse, les filaments deviennent cellulaires. Les cloisons se présentent, sur les préparations colorées, comme deux traits parallèles très minces, en général pourvus d'épaississements basophiles (voir certaines cloisons des fig. 3, 4 et 6 de la pl. 3, de la fig. 2 pl. 4, des fig. 1 et 2 pl. 6, etc.). Ces épaississements ont été décrits par beaucoup d'auteurs, entre autres Strassburger, Harper, Maire, Nichols et Plantefol. Maire les considère comme des accumulations de substances de réserve, analogues aux granulations métachromatiques. Il les figure toujours absolument hémisphériques ; dans nos préparations elles ont souvent des formes moins régulières et ne sont visibles, dans quelques cas, que d'un seul côté de la membrane. Il nous paraît certain que les cloisons dont nous venons de parler se forment toujours entre 2 noyaux-frères à la suite de mitoses, mais elles tardent parfois à apparaître et ne se produisent pas immédiatement à la suite de chaque mitose, comme l'existence de cellules primaires multinucléées nous le montre suffisamment. Il existe dans presque toutes les cellules, nous l'avons vu, une différenciation filamenteuse du protoplasme, qui devient de plus en plus visible à mesure que la cellule se vacuolise. Ces rubans se forment dans les traces du chemin parcouru par les noyaux-fils après la mitose. Un fait nous le prouve clairement : les traînées colorables se trouvent toujours entre deux noyaux consécutifs ; c'est pour cette raison que l'on ne voit jamais de ruban colorable entre le noyau et l'extrémité du filament, même lorsque la cellule est pauvre en protoplasme (Pl. 3, fig. 3).

Les cloisons tardives qui viennent découper les régions vieillies restées apocytiques jusque-là, se forment, par un épaississement centripète de la membrane cellulaire. Ces cloisons n'ont évidemment aucun lien avec la division nucléaire. On ne voit jamais de traînées protoplasmiques colorables entre ces cloisons et les noyaux, et elles n'offrent jamais, nous semble-t-il, d'épaississements basophiles (Voir les premières cloisons à partir de la spore, fig. 1 de la Pl. 6).

Oïdies. — Les branches qui portent des oïdiophores sont d'ordinaire, comme nous l'avons dit plus haut, très régulièrement cloisonnées. La cellule et l'oïdiophore, qui restent le plus souvent en

communication directe sans qu'une cloison vienne les séparer, contiennent en tout un noyau unique (Pl. 2, fig. 3). L'oïdiophore, tout d'abord rempli d'un protoplasme très dense, se vide à mesure que les petites hyphes oïdiales se développent. Lorsque celles-ci ont atteint une certaine dimension, le noyau, qui, à ce moment, a généralement subi une condensation le transformant en une masse de chromatine granuleuse, dépourvu de nucléole et à contours irréguliers, se rapproche de la base d'une des baguettes. La masse de chromatine se sépare en deux moitiés qui restent réunies encore quelque temps par un filament de substance cinoplasmique. Les deux masses se séparent finalement, l'une pénètre dans le bourgeon, l'autre reste dans l'oïdiophore. Ce processus se répète autant de fois qu'il existe d'ébauches d'oïdies. Pendant cette division, dont nous avons eu l'occasion de voir plusieurs stades, il ne semble pas se former de fuseaux, à moins qu'on ne considère comme un fuseau rudimentaire la région filamenteuse entre les deux masses chromatiques. Cette sorte de mitose réduite ressemble beaucoup à celle que Blackman (**11**) décrit lors de la formation des spermaties chez le *Gymnosporangium*.

Les oïdies ont souvent un protoplasme très finement granuleux et également réparti dans toute la cellule. Nous n'avons vu que très rarement (Pl. 8, fig. 5) des oïdies ressemblant à une cellule levure, avec une grande vacuole telle que Maire les figure dans la pl. 5 de son ouvrage. Les noyaux des oïdies ont quelquefois, à l'état de repos, une structure normale, comprenant une cavité nucléaire remplie de fins granules chromatiques et un petit nucléole (Pl. 8, fig. 12); d'habitude, néanmoins, on ne distingue pas de nucléole et le noyau se compose seulement d'un semis chromatique plus ou moins dense. Dans beaucoup d'oïdies, encore attachées à l'oïdiophore ou déjà libres, on voit le noyau en division. Dans ces mitoses encore, il ne semble pas se former de fuseau bien caractérisé. La masse chromatique, plus régulière que dans la division de l'oïdiophore, est parfois nettement double ; à l'anaphase on voit se former selon les cas une haltère ou deux petites haltères parallèles.

2) MYCÉLIUM SECONDAIRE

a) — MORPHOLOGIE EXTERNE

Le mycélium secondaire, tel que nous l'avons défini, est celui que l'on voit d'ordinaire pousser sur les substances envahies par un Basidiomycète C'est lui qui forme les feutrages mycéliens sur les bois attaqués par l'*Armillaria mellea* ou le *Merulius*. Il a été longtemps considéré comme la forme mycélienne unique des Basidiomycètes. Rappelons, d'après Falck [**40**, p. 106], ses caractères principaux :

1° On y reconnaît facilement la branche principale et les branches secondaires.

2° Les filaments principaux sont placés généralement en grand nombre les uns à côté des autres, croissant en ligne droite dans une même direction, déterminée par les conditions du milieu. Ils atteignent, dès leur extrémité en voie de croissance, le calibre maximum que peuvent avoir les hyphes saines qui continuent à croître normalement. Ce volume est constant pour chaque espèce.

3° A une distance déterminée de la pointe en voie de croissance, se forment les anses, et, plus en arrière, sur la face orientée en avant de chaque anse, ou à côté d'elle, un filament latéral, qui naît à angle aigu, et pousse dans la même direction que le filament parent.

4° Ces filaments latéraux, d'abord de volume réduit, peuvent former des anses et des branches, et devenir à leur tour filaments principaux.

Dans sa monographie du *Merulius*, Falck [**41**] revient sur cette ramification régulière du mycélium secondaire. Il dénomme *nœud* l'ensemble de la cloison et de l'anse et le rameau qui y naît, la cellule comprise entre deux nœuds étant l'*entre-nœud*.

Il fait remarquer, et nous l'avons vérifié dans toutes nos cultures, que la longueur des entre-nœuds est constante dans une même région de la culture, et varie beaucoup, avec les conditions extérieures, d'un point à l'autre de celle-ci.

Les mycéliums secondaires étant ainsi définis d'une façon générale, faisons l'étude de celui du Coprin.

Aspect macroscopique du mycélium secondaire. — En semant de nombreuses spores du *Coprinus fimetarius* en milieu nutritif, on

voit apparaître, au bout de deux ou trois jours, un petit voile très ténu, qu'il est impossible de détacher avec le fil de platine ; ce voile n'est autre que le mycélium primaire, tel que nous l'avons obtenu en cellule Van Tieghem. Un à deux jours plus tard, apparaît une petite houppette blanche de filaments dressés, en forme d'hémisphère. Ces hyphes, plus épaisses, ont déjà tous les caractères d'un mycélium secondaire, présentant *des anses à chaque cloison*, et des filaments latéraux naissant *régulièrement aux nœuds*.

Quelques jours plus tard, la houppette s'élargit et le mycélium recouvre tout le substratum comme un velours blanc. Peu à peu, dans les endroits plus âgés, l'aspect velouté se transforme en un aspect cotonneux ; les filaments, moins brillants, sont plus longs et enchevêtrés. Dans de très vieilles cultures enfin, le mycélium s'affaisse et se transforme par endroits en de vraies toiles tendues entre le substratum et le tube de culture. Par l'étude microscopique du mycélium, on comprend à quoi correspondent ces différents aspects.

Étude microscopique. – En mettant un petit fragment de mycélium secondaire dans une goutte pendante de décoction nutritive, on voit, dès le lendemain, tout le pourtour hérissé de pointes en pleine croissance. Elles se dirigent, en ligne droite, vers la périphérie de la goutte.

Formation des anses. — Lorsque les filaments ont atteint une certaine longueur, on voit apparaître, à 30-50 μ de la pointe, un petit bourgeon qui se recourbe en arrière, vient appliquer son extrémité sur le filament, en s'enroulant un peu autour de lui. Au point de contact les deux membranes se dissolvent, et on voit le protoplasme, très dense, du petit bec d'anastomose, couler en partie dans le filament sous-jacent.

Formation des cloisons. — Pendant la formation de l'anse, on voit, à peu près à mi-distance entre son point de naissance et l'endroit où elle applique son extrémité sur le filament parent, apparaître une plaque réfringente au milieu de laquelle se montre la cloison *(cloison primaire* de Falck) ; d'abord extrêmement mince, celle-ci prend bientôt l'aspect d'une ligne foncée très nette. Pendant (ou peu après) la fusion de l'anse, une deuxième cloison *(cloison secondaire* de Falck)

se forme à la base du petit bourgeon, le séparant de la cellule terminale du filament (1).

Lorsque la cloison secondaire n'apparaît qu'après la fusion du petit bec, l'anse établit pendant un court moment une communication entre deux cellules consécutives. Une fois la fusion accomplie et les cloisons formées, l'anse appartient physiologiquement à la cellule inférieure avec laquelle elle est désormais en continuité (2).

La cellule terminale, dont la pointe est brillante et turgescente, continue à s'allonger rapidement; quand elle a atteint de nouveau une longueur de 50-70 μ, il se forme, à mi-chemin environ entre la pointe et l'anse précédente, un nouveau bec d'anastomose, et des cloisons qui délimitent une nouvelle cellule ou entre-nœud, de longueur égale ou presque égale au précédent, et ainsi se fait l'accroissement en longueur, facile à suivre au microscope. La croissance est presque exclusivement terminale. On voit cependant, de temps en temps, une cellule intercalaire se diviser en deux par une cloison avec formation d'anse (Pl. 7, fig. 3).

Pendant que le filament principal s'accroît, les branches latérales se forment d'une façon assez régulière, les cellules les plus anciennes portant le rameau le plus long, et ainsi de suite, jusqu'aux cellules les plus jeunes qui en sont encore dépourvues. L'apparition successive des rameaux est toutefois moins régulière que celle des anses, quelques cellules ne formant jamais de branches latérales, et des cellules jeunes en formant parfois avant quelques-unes de leurs aînées.

Les branches latérales naissent en un point rapproché de la

(1) Le même développement de l'anse s'observe chez l'Armillaire. Voir les figures 14 et 15 du texte se rapportant à cette dernière espèce.

(2) Beauverie (1909) [5, p. 466], donne une description détaillée, mais inexacte, de la formation des anses chez le *Merulius lacrymans*. Pour lui, ces petits ponts intercellulaires se formeraient toujours d'arrière en avant et d'ordinaire à partir d'un rebord latéral de l'extrémité de la cellule proximale, rebord qui viendrait s'appliquer sur la cellule distale. Dans certaines hyphes, il ne se formerait pas un simple rebord, mais un véritable bec. Dans la plupart des cas, néanmoins, l'auteur pense que les deux masses protoplasmiques en contact n'arriveraient pas à se fusionner, car la double cloison ne disparaîtrait jamais. N'ayant pas vu, sur le vivant, la formation des anses, Beauverie a fait une mauvaise sériation des stades observés, ce qui l'a conduit à commettre plusieurs erreurs. Ainsi il énonce à tort : 1° que le bec d'anastomose se forme toujours après la cloison ; 2° que le bec se forme à partir de la cellule proximale ; 3° que la double membrane de contact ne se résorbe généralement pas. L'auteur prend évidemment la cloison secondaire de l'anse pour la double membrane non résorbée.

cloison supérieure de la cellule, un peu en-dessous de l'anse, ou en face d'elle, ou quelquefois sur l'anse elle-même.

Lorsque la branche latérale atteint une certaine longueur, une loison se formant au niveau d'une anse la sépare de la cellule-mère ; cette anse naît indifféremment dans l'angle extérieur (Pl. 7, fig. 15) ou dans l'angle intérieur (Pl. 4, fig. 6) de la ramification. La fig. 7, pl. 6, nous montre une cellule portant deux rameaux latéraux : l'un



Fig. 3. — Mycélium secondaire de Coprin, cultivé en goutte pendante. Gr. 300 environ

un peu au-dessous de l'anse, l'autre sur l'anse elle-même. Chacun de ces filaments a formé une autre anse à sa base, et on voit ainsi un bec d'anastomose à cheval sur un autre. C'est ce que Falck nomme une anse de deuxième ordre (1).

(1) Chez le *Merulius*, dans de mauvaises conditions de croissance, on peut voir se former des anses de 3e ordre à cheval sur une anse de 2e ordre. Nous n'avons jamais vu rien d'analogue dans aucune des formes que nous avons étudiées, mais il est bien possible que le cas se présente parfois, les anses de 2e ordre étant relativement fréquentes.

Anastomoses. — Si les choses se passaient tout à fait comme nous venons de le décrire, nous aurions, dès le second ou le troisième jour, non plus une auréole de filaments divergents à partir de la masse des hyphes enchevêtrées du centre de la culture, mais une auréole de filaments principaux, entourés chacun de son système de filaments secondaires, orientés, eux aussi, vers la périphérie de la goutte. C'est en effet ce que nous trouverons dans les cultures des Tricholomes (Voy. plus loin fig. 18 du texte).

Cet aspect régulier est modifié chez le Coprin par un tactisme qui se manifeste à une assez grande distance, entre rameaux secondaires de deux systèmes voisins ou d'un même système (fig. 3 p. 52). On y voit une branche latérale jeune pousser plus rapidement que ses aînées, manifestement attirée par un ramuscule qu'elle finit par atteindre. Des branches naissent en n'importe quelle région de la cellule si un rameau voisin se dirige vers cet endroit.

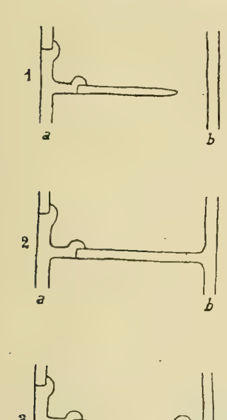


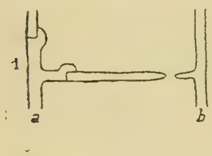
Fig. 4. — Figure schématique représentant la formation d'une branche anastomotique entre deux hyphes parallèles. L'anse formée près de (b) après la fusion, appartient morphologiquement au rameau venu de (a).

Toutes les branches, attirées les unes vers les autres, avec une force capable de vaincre à une distance considérable les autres tactismes qui les faisaient pousser en ligne droite vers la périphérie, finissent par s'anastomoser, formant de nombreux ponts entre les différents systèmes voisins et rameaux d'un même système.

Chez le Tricholome, que nous étudierons plus loin, cette attraction ne se manifeste qu'entre filaments très rapprochés, de sorte que les anastomoses ne se font pas dans la zone où les filaments restent assez distants les uns des autres (zone d'accroissement), mais seulement en arrière là où les hyphes sont plus rapprochées.

Différents modes d'anastomose. — Premier cas (fig. 4). Une branche latérale a poussé jusqu'à ce qu'elle atteigne avec sa pointe le flanc d'un filament voisin ; au point de contact, les membranes se résorbent et on voit apparaître sur la branche anastomotique une anse qui se forme bien plus près de la pointe qu'elle ne se serait formée si le filament avait continué à

pousser librement. Une fois l'anastomose accomplie, on peut toujours reconnaître à quelle extrémité du pont la fusion s'est faite, d'après la position de la cloison secondaire de l'anse, puisque celle-ci, nous l'avons vu, se trouve toujours entre l'anse et la cellule distale du filament.



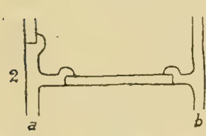


Fig. 5. — Figure schématique représentant la formation d'une branche anastomotique entre deux hyphes parallèles. L'anse formée après la fusion, appartient morphologiquement à la petite branche venue de (b).

Deuxième cas (fig. 5). En général, une petite branche en hernie vient au-devant du filament anastomotique ; les deux se fusionnent bout à bout et les deux branches deviennent continues. Une fois les deux branches unies, il se forme souvent une anse sur chacune d'elles ; les deux anses, qui peuvent être très semblables, ont toujours leurs cloisons secondaires situées à l'opposé l'une de l'autre, et, d'après cet indice, on peut reconnaître à quel niveau s'est fait le raccord entre les deux branches anastomosées.

Troisième cas (fig. 6). Le troisième cas n'est qu'une variante du second. L'anastomose se fait entre deux branches déjà grandes, munies de plusieurs boucles et qui ont poussé l'une au devant de l'autre. Une fois la fusion accomplie, on voit deux anses consécutives dont les cloisons secondaires sont opposées. Il est facile de reconnaître dès lors l'endroit où les deux pointes se sont fusionnées.

Fig. 6. — Figure schématique représentant la formation d'une branche anastomotique entre deux hyphes parallèles par la fusion bout à bout de deux rameaux latéraux. Deux anses, comme l'indique la position des cloisons secondaires, appartiennent morphologiquement à l'hyphe (a) ; deux à l'hyphe (b).

Ayant étudié le mode de croissance du mycélium secondaire, nous comprendrons facilement à quoi correspondent les différents aspects macroscopiques des cultures. Au premier stade le mycélium forme de petites houppettes, semblable à un velours blanc ; à ce moment, les hyphes poussent toutes parallèles les unes aux autres, et perpendiculaires au substratum. Elles sont raides et réfringentes, étant pleines de protoplasme. A mesure que les hyphes s'allongent,

les cellules plus âgées se vident, quelques filaments s'affaissent et se recourbent, les rameaux latéraux sont très abondants ; ainsi naît un feutrage mycélien, d'aspect cotonneux, et moins brillant, que l'on voit apparaître au bout de quelques jours.

En s'anastomosant les unes avec les autres, les hyphes peuvent former des sortes de toiles plus ou moins grandes, tendues entre le substratum et les parois du verre, et qui jaunissent à mesure que les cellules se vident.

Dans la définition, par Falck, du mycélium secondaire (p. 49), il est dit que les filaments principaux atteignent, à leur extrémité en voie de croissance, le calibre maximum avec lequel les hyphes continuent à croître normalement, et que ce volume est constant pour chaque espèce. En comparant entre elles toutes les figures de mycélium secondaire de Coprin, nous trouvons de très grandes différences entre le volume des hyphes figurées, les unes étant relativement énormes (Pl. 8, fig. 13-14), les autres moyennes ou très petites, n'atteignant même pas le volume du mycélium primaire. Cette différence de diamètre vient de ce que les divers filaments se trouvaient dans des conditions très différentes, poussant les uns sur un substratum abondant, les autres dans des cellules Van Tieghem ou des tubes Borrel, conditions très spéciales, avec une nourriture et une aération insuffisantes.

Nous n'avons pas vu de formation d'oïdies ni autres conidies quelconques dans le mycélium secondaire. Sous l'action de la sécheresse, quelques filaments peuvent se désarticuler en cellules qui sont, semble-t-il, capables de germer dans des conditions favorables ; l'aspect des hyphes désarticulées est ici le même que dans le mycélium primaire, seules les anses ou les fragments d'anses permettent de les distinguer. Ce sont encore des pseudoïdies, mais non homologues des pseudoïdies du mycélium primaire *(pseudoïdies primaires)* : il convient de les distinguer sous le nom de *pseudoïdies secondaires*.

b. — Cytologie du mycélium secondaire

La première chose qui frappe dans une préparation colorée de mycélium secondaire, est la présence de deux noyaux dans chaque

cellule. On observe bien quelques cellules binucléées dans le mycélium primaire ; mais celles-ci sont mêlées à des cellules munies d'un ou de plusieurs noyaux. Ici, rien de semblable, *toutes les cellules sont binucléées*.

A part cet état binucléé, la structure interne des cellules secondaires ressemble beaucoup à celle des cellules primaires.

Protoplasme. — Le protoplasme, dense et abondant dans les pointes jeunes (Pl. 4, fig. 7), se vacuolise rapidement ; dès la deuxième ou troisième cellules d'une hyphe, il se réduit à un réseau de travées (Pl. 4, fig. 6). Le cytoplasme reste dense et forme vers le centre des cellules des rubans colorables (Pl. 4, fig. 9). Dans les cellules tout à fait vieilles, ces rubans ont l'aspect de traits basophiles extrêmement nets (Pl. 4, fig. 8).

En comparant un grand nombre de cellules, nous avons remarqué que ces rubans colorables de protoplasme ont souvent le même parcours. On en voit parfois traverser la cellule entre les deux cloisons primaires, devenir vague autour des noyaux. Une seconde traînée se voit constamment à partir de la cloison secondaire, traversant l'anse, et venant se perdre dans le voisinage des noyaux. Lorsque la cellule porte des branches latérales, les rubans protoplasmiques colorables semblent se bifurquer, et l'on voit une traînée dans l'anse de la branche latérale ; une autre se dirige vers sa cloison primaire. Ici, comme dans les cellules du mycélium primaire, ces traînées se trouvent donc entre les noyaux et les cloisons de chaque cellule.

Dans les cellules du mycélium secondaire comme dans celles du mycélium primaire, on trouve souvent des inclusions, telles que gouttelettes de graisse qui noircissent après fixation au Flemming et granulations métachromatiques ; celles-ci peuvent rendre très difficile l'étude du noyau. On s'en débarrasse en général complètement par la fixation au Bouin. Quelques granulations de nature indéterminée se voient souvent près de l'extrémité des hyphes ; elles se colorent légèrement par l'hématoxyline ferrique.

Modifications dégénératives du protoplasme. — Il nous reste à signaler deux aspects du protoplasme qui paraissent dégénératifs tous les deux :

1° Le premier n'est pas spécial au Coprin. Nous l'avons trouvé encore plus souvent chez le Tricholome, et quelquefois chez l'Armillaire. Des cellules quelconques d'un filament présentent une multitude de granules réfringents qui ne se dissolvent dans aucun des fixateurs employés et qui ne prennent aucune coloration. Ces granules apparaissent dans des cellules tout à fait normales, binucléées comme toutes les autres. On voit encore les noyaux distinctement pendant quelque temps, mais peu à peu l'hyphe est transformée en une masse réfringente par la confluence des granules et l'on ne distingue plus ni noyau, ni autre élément figuré. On voit parfois des hyphes entières ainsi transformées, d'autres fois seulement quelques cellules isolées. La limite entre la portion normale et la portion dégénérée est souvent extrêmement nette, se faisant au niveau des cloisons primaire et secondaire de la cellule.

La fig. 21, pl. 7, représente l'extrémité d'une hyphe atteinte de cette forme de dégénérescence. On voit sur la figure un fragment de la cellule pénultième qui était entièrement bourrée de cette substance vitrée ; quelques granules apparaissent déjà dans la cellule terminale, dont la pointe est encore normale (1). D'après son aspect et son insolubilité, cette matière réfringente ressemble fort à un secrétat que Maire décrit dans les hyphes « vasculaires » du *Tricholoma nudum* [**74**], p. 145. Il dit : « Les vieilles hyphes vasculaires bourrées de la substance dont nous venons de parler sont semblables à des baguettes de verre. »

Cette transformation du protoplasme, qu'elle soit une secrétion utile ou une dégénérescence, n'est pas exclusivement caractéristique des hyphes vasculaires, comme Maire semble le penser, puisqu'on la trouve, nous venons de le voir, chez le Coprin, jusque dans la zone d'accroissement du mycélium secondaire et parfois même dans le mycélium primaire.

2° Dans un mycélium vigoureux, qui avait été transporté depuis deux jours à peine en cellules Van Tieghem, la plupart des filaments étaient normaux, poussant activement. La préparation fut colorée par l'hématoxyline vert lumière ; le protoplasme de la plupart des hyphes était d'un vert très pur, et les noyaux bien noirs. Dans un coin de la préparation, on remarquait un certain nombre d'hyphes

(1) Le dessin rend mal l'aspect vitré que présentait l'hyphe dégénérée.

plus grosses, à protoplasme très dense et granuleux, et très colorable par l'hématoxyline. Ces hyphes présentaient des anses comme toutes les autres, mais le cytoplasme de chaque cellule était fragmenté en plusieurs masses, contenant chacune un à deux noyaux (Pl. 6, fig. 3). Dans quelques cellules, le protoplasme commençait à se détacher de la membrane ; dans d'autres, le détachement était complet, le contenu cellulaire étant accumulé en sphères ou en boudins au centre du filament. Dans d'autres cellules enfin, chez lesquelles le processus était plus avancé, des cloisons, qui étaient manifestement des épaississements centripètes de la membrane extérieure, venaient séparer les différentes masses protoplasmiques et diviser en deux ou trois cellules la cellule primitive (Pl. 6, fig. 4). Dans quelques filaments, la membrane cellulaire était devenue si mince qu'elle semblait entrer en voie de disparition (Pl. 6, fig. 5) ; les boudins protoplasmiques, mis en liberté, sont évidemment voués à une rapide nécrose.

Nous avons ici affaire à une forme spéciale de dégénérescence, accompagnée de disjonction du dicaryon, de multiplication anormale des noyaux, avec cloisonnement tardif des cellules primitivement binucléées.

Cloisons. — Les cloisons apparaissent tout d'abord comme une zone claire dans le protoplasme ; plus tard, un trait foncé s'y dessine, des épaississements basophiles s'y rencontrent souvent, présentant l'aspect de ceux du mycélium primaire. (Pl. 3, fig. 7-8 et pl. 6, fig. 7).

Noyau. — *Noyaux au repos.* — Les noyaux des cellules au repos sont situés l'un derrière l'autre, et éloignés, en général, de 10 à 20 μ.

Nos préparations présentent toujours une grande proportion d'hyphes jeunes, avec pointes terminales en croissance active. Dans celles-ci, la structure du noyau est semblable à celle des cellules jeunes du mycélium primaire : il est constitué par une vésicule hyaline délimitée par une membrane très délicate et contient un gros nucléole extrêmement colorable ; celui-ci, sphérique ou légèrement elliptique, est souvent central, quelquefois excentrique (Pl. 7, fig. 12 et 18). A ce stade la chromatine n'est pas visible.

Chez les noyaux moins jeunes, qu'ils appartiennent à une cellule terminale en croissance moins active ou à une cellule plus éloignée de la pointe, le nucléole plus petit, contenu dans une vacuole, est

refoulé contre la membrane et on voit apparaître, dans la cavité nucléaire, des granulations chromatiques extrêmement fines qui constituent sans doute un réticulum dont la structure est indiscernable à cause de la petitesse extrême des noyaux (Pl. 7, fig. 17, 19, 20).

Dans la plupart des noyaux, l'existence de la membrane nucléaire très fine se reconnaît seulement à la netteté de la limite du protoplasme qui l'entoure. Dans la fig. 7, pl. 16, on voit par exception le contour du noyau d'une façon nette, parce que la chromatine s'est accumulée à la limite interne de la membrane. Dans ce noyau, le nucléole est central.

La membrane, si délicate, semble souvent disparaître complètement dans les noyaux plus âgés. Ceux-ci se composent alors d'un nucléole et d'une plage chromatique granuleuse, souvent un peu séparés l'un de l'autre. Ces noyaux peuvent prendre des formes variées, la plage chromatique très plastique pouvant s'étirer énormément ; la fig. 26, Pl. 7, nous montre un noyau en comète, forme décrite pour la première fois par Ruhland, chez l'*Armillaria mellea*, et que l'on trouve souvent chez beaucoup de Basidiomycètes.

Dans les cellules présentant des symptômes de vieillissement, les nucléoles disparaissent et les noyaux deviennent des taches chromatiques mal délimitées, qui pâlissent peu à peu, et finissent par disparaître, après s'être fragmentés (Pl. 4, fig. 8), ainsi que nous l'avons vu dans les cellules âgées du mycélium primaire. Comme nous le verrons plus loin, les noyaux en division présentent deux masses chromatiques ; dans les cellules jeunes, après la mitose, les noyaux reprennent rapidement leur structure ; dans les filaments âgés, cette reconstruction ne se fait parfois pas complètement et l'on observe certains noyaux composés de deux bâtonnets parallèles, sans membrane et sans nucléole (Pl. 7, fig. 22 et 23). Ces bâtonnets pâlissent, puis disparaissent à mesure que la cellule se vide.

Noyaux en migration. — Les noyaux qui émigrent d'un point à l'autre du filament en voie de croissance, présentent souvent un étirement plus ou moins accentué. Il est à remarquer que les différentes parties du noyau ont une plasticité différente. Le nucléole ne se déforme que très légèrement, le corps même du noyau au contraire peut prendre une forme en virgule ou en larme batavique (Pl. 7,

fig. 22). Lorsque la membrane nucléaire a disparu, l'étirement du noyau peut être extraordinaire ; il se transforme parfois en une longue traînée granuleuse précédée ou suivie par le nucléole (Pl. 7, fig. 20).

Noyaux des branches latérales. — Toute cellule secondaire normale a deux noyaux.

Lorsqu'apparaît la première ébauche de branche latérale, les noyaux restent où ils sont, que cette branche se forme tout près d'eux ou à une certaine distance. Ce n'est que lorsque le rameau latéral a atteint la longueur de la cellule-mère, ou un peu moins, que les deux noyaux s'y rendent. Les noyaux qui, comme nous l'avons vu précédemment, se sont déformés pendant la migration, une fois arrivés dans le filament latéral, reprennent leur forme initiale, et, au bout de quelque temps, se rapprochent l'un de l'autre pour subir la division conjuguée. Une cloison à anse apparaît à la base de la branche, deux noyaux restent dans la nouvelle cellule, deux autres rentrent dans la cellule-mère.

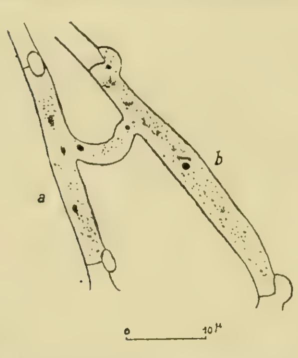


Fig. 7. — Article anastomotique formé par la fusion de deux cellules secondaires (a et b). Le dicaryon de (a) dégénéré forme deux traînées granuleuses, les noyaux de (b) se trouvent, l'un dans la cellule (b), l'autre dans le pont d'anastomose à l'entrée de la cellule (a).

On voit quelquefois se former une branche sur une anse (Pl. 6, fig. 7). Dans ces cas, tout se passe comme précédemment : les deux noyaux de la cellule avec laquelle l'anse communique, traversent celle-ci et se rendent dans le nouveau rameau. Après la division conjuguée, il se forme une cloison, avec une seconde anse, à cheval sur la première. Deux noyaux restent dans la nouvelle cellule, les deux autres rebroussent chemin, repassent par l'anse, pour revenir dans la cellule-mère.

Noyaux des articles anastomotiques. — Lorsque deux cellules binucléées s'anastomosent et ne font plus qu'un article unique, on s'attendrait à les trouver munies de 4 noyaux, ce qui permettrait de les distinguer facilement des cellules normales. Il n'en est rien. Les deux cellules, prêtes à s'anastomoser ou qui viennent de se fusionner,

ont, en effet, chacune deux noyaux ; mais, dès leur fusion, on voit un des couples pâlir beaucoup, prendre un contour de moins en moins net et disparaître, comme si la matière nucléaire était digérée, de sorte que l'article anastomotique, au bout de peu de temps, ne contient qu'un dicaryon (fig. 7), aux dépens duquel se fait, souvent tout de suite après l'anastomose, une division avec formation de cloison et d'anse (Pl. 7, fig. 8).

Fig. 8. — Anastomose entre une cellule secondaire appartenant à l'hyphe (a) et une cellule primaire de l'hyphe (b). Le dicaryon a disparu, l'article anastomotique contient un seul noyau comme toutes les cellules primaires voisines.

Dans les mycéliums en voie de transformation, des anastomoses nombreuses se font entre filaments primaires et filaments secondaires : dans beaucoup d'articles anastomotiques il est facile de voir que les noyaux d'une des deux cellules fusionnées ont dégénéré. La fig. 8 ci-contre nous montre deux hyphes parallèles, l'une primaire et l'autre secondaire ; une branche latérale secondaire est venue s'anastomoser avec une cellule primaire ; l'article anastomotique ne contient pourtant qu'un seul noyau comme toutes les cellules primaires voisines. Le dicaryon de la cellule anastomotique secondaire a donc subi une caryolyse après la fusion.

Nous pouvons donc conclure, après avoir étudié les mycéliums primaire et secondaire, qu'à la suite de fusions cellulaires *végétatives* entre cellules quelconques du mycélium du Coprin, les noyaux d'un des éléments anastomosés subissent souvent, peut-être toujours, une caryolyse.

Nous n'avons toutefois pu suivre clairement les phénomènes caryolytiques que chez le *Tricholoma nudum*, dont le mycélium peut se développer sur lame en tube Borrel pendant plusieurs jours, voire même plusieurs semaines, en contractant de nombreuses anastomoses et sans subir de dégénérescence.

Mitose et division cellulaire. — Toute division cellulaire nor-

male du mycélium secondaire se fait, comme nous l'avons vu, par la formation d'une cloison au niveau d'une anse. Toute cloison dépourvue d'anse est anormale et se forme, dans les cellules âgées ou dégénérées, entre les deux noyaux d'un dicaryon ou à la suite de divisions non conjuguées des éléments de celui-ci.

Pour trouver des mitoses conjuguées, il faut évidemment les chercher dans les filaments en pleine croissance, un peu avant la formation de la cloison, c'est-à-dire pendant la formation d'une jeune anse. Les anses se forment vers le milieu des cellules terminales; elles se forment aussi à la base des jeunes branches, et quelquefois (mais plus rarement) vers le milieu d'une cellule intercalaire qui se divise en deux (Pl. 7, fig. 3).

Mitoses conjuguées. — Pour étudier les mitoses conjuguées, il faut d'excellentes préparations, parfaitement fixées. Cette condition étant remplie, on peut cependant examiner des centaines de jeunes cellules en voie de croissance sans trouver une seule mitose ; puis, il pourra se faire que dans une unique préparation, on trouve tous les principaux stades. Ce fait est d'autant plus étrange que la croissance et la formation de nouvelles cellules se font, quoique moins rapidement, il est vrai, aussi bien le jour que la nuit et non uniquement la nuit, comme chez les Myxomycètes.

Dans une jeune pointe en voie de croissance, les noyaux au repos, à structure vésiculeuse et gros nucléole, sont, nous l'avons vu, à une certaine distance l'un de l'autre (Pl. 4, fig. 5 et 7). A un moment donné, on voit se former une petite hernie sur le flanc de la cellule, vers son milieu, et les noyaux se rapprochent de cet endroit (Pl. 7, fig. 1, 2, 3, 4, 12, 13).

Sans, pour l'instant, rien préjuger de leur origine, mais étant donné que leurs descendants se fusionnent plus tard dans la baside, nous pouvons affecter d'un signe différent, + et —, chacun des deux noyaux conjugués.

Lorsque les noyaux sont arrivés assez près du petit bec qui se recourbe vers l'extrémité proximale de la cellule, on voit très souvent, dans le protoplasme, deux granules reliés chacun à l'un des noyaux par un filament ténu (Pl. 7, fig. 3, 4, 13). Il est probable que ces corpuscules chromatiques, manifestement d'origine nucléaire, sont en réalité les centrosomes, qui ne tarderont pas à se diviser pour former

les centres cinétiques de minuscules fuseaux achromatiques. Dans la fig. 3, pl. 7, il semble même que l'un des deux centrosomes se soit déjà divisé. L'origine nucléaire du centrosome et la formation du fuseau à la suite de sa bipartition n'ont jamais été observées jusqu'ici, à notre connaissance, dans les mitoses végétatives des Autobasidiomycètes. Chez les Urédinées, madame Moreau [**87** et **88**] semble avoir vu le centrosome accolé à la membrane du noyau végétatif au repos et sa division dans le protoplasme au début de la mitose. Pendant la division du noyau des cellules-mères de spores, au contraire, des faits analogues ont été entrevus par plusieurs auteurs, entre autres par Maire, et ont été établis d'une façon très précise par Blackman chez le *Gymnosporangium clavariæformis* [**11**, p. 328].

Les granules suivis chacun de son noyau, se rendent à l'endroit où s'effectueront les mitoses, l'un dans le bec, l'autre en face de celui-ci. Pendant ce temps, les deux noyaux entrent en prophase ; le nucléole, qui était jusque-là la seule partie colorable, diminue rapidement, et une plage chromatique, de plus en plus dense, se montre près de lui (Pl 7, fig. 5). Les membranes se dissolvent, ce qui se reconnaît au contour flou et irrégulier des noyaux, qui prennent l'aspect de deux taches chromatiques allongées, suivies ou précédées par le nucléole, lequel finit par disparaître.

Dans la majorité des cas, le nucléole semble se dissoudre complètement au sein du noyau pendant la prophase. Deux fois cependant, nous avons vu les nucléoles expulsés dans le protoplasme, non loin des fuseaux mitotiques (Pl. 7, fig. 7 et 15).

Parvenus à l'endroit où la mitose va s'accomplir, les deux éléments du dicaryon dépourvus de nucléole se condensent chacun en une petite masse chromatique arrondie. Au stade suivant, le plus difficile à trouver sur les préparations et qui, semble-t-il, ne se forme pas toujours d'une façon aussi claire que dans le cas que nous avons reproduit (Pl. 7, fig. 6), deux fuseaux achromatiques apparaissent. A l'équateur de ceux-ci, la chromatine se dispose en une masse, manifestement double. Les fuseaux, minuscules, colorés en gris d'une façon homogène par l'hématoxyline ferrique, présentent à leurs pôles des centrioles en général très difficiles à voir ; dans la fig. ci-dessus mentionnée, on n'en distingue nettement qu'un seul.

Les deux masses de chromatine que l'on observe à l'équateur des fuseaux, seraient, d'après l'interprétation de Maire, des chromo-

somes ; pour Blackman au contraire, elles correspondraient à la substance chromatique de plusieurs chromosomes non individualisés. Ce n'est certes pas après avoir fait l'étude des divisions végétatives de ces minuscules noyaux que l'on peut se prononcer pour Maire ou pour Blackman. Seule l'étude des caryocinèses de la baside permettrait, nous semble-t-il, de se faire une opinion personnelle. Plusieurs auteurs, entre autres Fries (1911) **44** et **45** ayant confirmé les observations de Maire chez les Autobasidiomycètes, nous continuerons, jusqu'à nouvel ordre, à désigner les deux masses chromatiques des mitoses végétatives sous le nom de chromosomes.

A un stade ultérieur, les deux chromosomes, souvent si rapprochés qu'ils semblent n'en faire qu'un seul, s'étranglent et se divisent en deux chromosomes-fils, qui émigrent vers les pôles du fuseau ; celui-ci s'étire et disparaît graduellement (Pl. 7, fig. 7 à 11). Dans la fig. 14, pl. 7, le fuseau du bec est déjà beaucoup moins net, et les chromosomes-fils confondus à l'un des pôles y ont formé une tache homogène ; à l'autre pôle, un petit arc en fer à cheval.

Dans la plupart des fig. 7 à 15, pl. 7, qui représentent des anaphases et des télophases, chaque fuseau, très étiré, est réduit à un pont entre deux masses chromatiques. A ce stade, le dicaryon ressemble à une paire de petits haltères plus ou moins parallèles, placés l'un dans le bec recourbé, l'autre dans la cellule sous-jacente. Dans les figures 7 et 8 de la pl. 7, la nature double de chaque masse chromatique est encore visible.

En comparant les différentes figures, nous remarquons aussitôt que deux cas sont à distinguer au moment de la mitose conjuguée : 1° le bec n'est pas encore fusionné avec la cellule sous-jacente ; 2° la fusion est accomplie et l'anse est achevée. Dans ce qui va suivre, pour la commodité du langage et sans rien préjuger de l'origine première des noyaux, nous désignerons par le signe (+) le noyau qui se divise dans le bec d'anastomose et par le signe (—) celui dont la mitose se fait dans le corps du filament.

Premier cas. — Dans le premier cas (figure ci-après), lorsque les noyaux se reforment après la mitose, nous voyons les deux noyaux-fils (—) se séparer. Une cloison apparaît à l'emplacement de l'équateur du fuseau, le fuseau ayant d'ailleurs toujours

disparu avant que la membrane devienne nettement visible; les deux noyaux (—) se trouvent dès lors, l'un dans la cellule terminale, l'autre dans la cellule pénultième du filament en voie de croissance. Les deux noyaux (+) se séparent aussi; l'un d'eux rebrousse chemin, sort de l'anse, et, passant dans la cellule terminale, va se placer à quelque distance du noyau (—) formant avec lui un nouveau dicaryon; l'autre reste dans le bourgeon à l'extrémité du bec. Parfois une cloison se forme déjà à ce moment entre les 2 noyaux (+), séparant le bec de la cellule terminale. A ce stade nous avons donc trois cellules : une cellule de la pointe mnnie d'un noyau (+) et d'un noyau (—) formant dicaryon; et deux autres cellules encore distinctes, contenant l'une un noyau (+) et l'autre un noyau (—). A ce moment seulement, le bec se fusionne avec la cellule sous-jacente, et les deux éléments du dicaryon inférieur, qui se trouvaient dissociés, se rapprochent l'un de l'autre dans la cellule pénultième. En général, la cloison secondaire se forme un peu après la cloison primaire et une fois accomplie la fusion de l'anse.

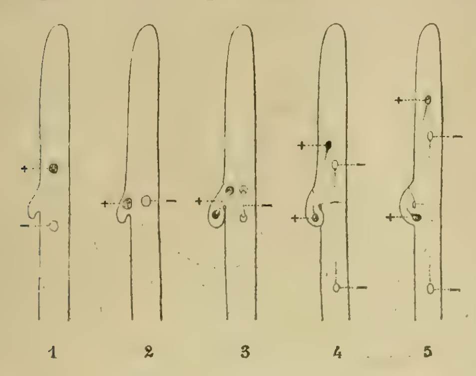


Fig. 9. — Figure schématique représentant la division conjuguée.

1. Le dicaryon se rapproche de la première ébauche de bec.

2. Le noyau (+) pénètre dans le bourgeon, le noyau (—) reste à côté de lui.

3. Division simultanée des deux noyaux.

4. Après la division, première apparition de cloisons, un noyau (+) et un noyau (—) se rendent vers le centre de la cellule distale, un noyau (—) dans la cellule proximale, un noyau (+) est arrêté à l'extrémité du bec recourbé.

5. Le noyau (+) et le noyau (—) du dicaryon-fils inférieur, séparés un instant, se retrouvent, car le bec devenant anse d'anastomose se fusionne avec la cellule proximale et y déverse son noyau.

Deuxième cas. — Dans le second cas (schéma 10 ci-après), souvent dès la prophase, le pont d'anastomose est déjà formé; les deux mitoses simultanées se font, dans ce cas, tout à fait parallèlement, l'une dans l'anse et l'autre juste à côté. A la télophase, les deux paires de noyaux-fils se séparent et aussitôt se rendent l'une dans la future

cellule terminale, et l'autre dans la pénultième ; les deux dicaryons nouveaux sont alors séparés l'un de l'autre, comme dans le cas précédent, par l'ensemble de deux cloisons, une cloison primaire née à l'équateur du fuseau (—) et une cloison secondaire née à l'équateur du fuseau (+). Ce 2[me] cas, étant moins explicite, est évidemment dérivé du 1[er] cas par condensation et empiètement des différentes phases les unes sur les autres.

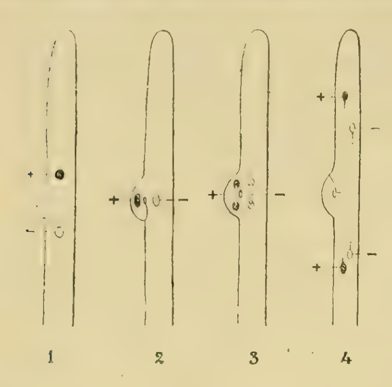


Fig. 10. — Figure schématique représentant la division conjuguée.
1 et 2. Comme figure 9.
3. Division simultanée des deux éléments du dicaryon après la fusion du bec d'anastomose avec la paroi de l'hyphe.
4. Après la division, apparition des cloisons qui déterminent la formation de deux cellules munies dès le début chacune d'un dicaryon.

Les quatre noyaux, qui sont d'abord de simples petites masses chromatiques, reprennent bientôt leur structure de noyaux au repos. On voit appaître un nucléole contenu dans une petite vacuole intranculéaire. A mesure que le nucléole augmente, la chromatine devient moins colorable et est refoulée vers la périphérie du noyau par la vacuole périnucléolaire qui finalement semble envahir tout le noyau. Des observations analogues ont été faites par Martins Mano [**78**] sur les noyaux du méristème radiculaire du Haricot et de la Pomme de terre, chez lesquels on observe également une colorabilité inversement proportionnelle du réseau chromatique et du nucléole ; à la télophase, on observe souvent l'envahissement de la cavité nucléaire par la vacuole périnucléolaire, et le refoulement du réseau chromatique contre la membrane nucléaire.

Rôle des anses. — Le rôle des anses et leur rapport avec la mitose conjuguée est resté jusqu'à aujourd'hui absolument insoupçonné : la plupart des auteurs qui ont étudié la cytologie des Basidiomycètes affirment qu'on ne voit jamais de noyaux dans les anses (Maire, Beauverie, etc.) ; seuls, Istvanffi [**64**] et Kniep [**69**] ont cru voir des noyaux dans les anses. Kniep dit qu'ils dégénèrent sans jouer aucun rôle. Quant à Istvanffi, ayant remarqué

que le noyau de l'anse ne se fusionne pas avec celui de la cellule sous-jacente, il n'attribue au passage du noyau par l'anse aucune importance. Si les autres auteurs n'ont jamais vu de noyaux dans les becs, c'est qu'ils ne les ont pas étudiés à un stade propice.

Comment expliquer que Maire, qui a examiné tant d'espèces de Basidiomycètes et leurs divisions conjuguées, n'ait pas vu que celles-ci se font au niveau de l'anse et à l'aide de cette dernière ? Cela tient d'abord à ce que Maire a étudié surtout des formes de Basidiomycètes dépourvues d'anse. Ayant reconnu que, chez celles-ci, les mitoses se font comme chez les Urédinées, et ayant suivi tous les stades de la division conjuguée dans plusieurs types, comme le montrent bien ses figures, il a cru pouvoir généraliser, et, sans rechercher toutes les phases dans toutes les espèces, il déclare, dès qu'il voit un mycélium régulièrement binucléé, que la division conjuguée s'y fait comme ailleurs.

En parcourant les planches du travail de Maire, on est frappé de ce que toutes les figures de mitoses conjuguées vraiment convaincantes, se rapportent à des cellules sans anse. Les quelques figures du mycélium à anse qu'on y trouve sont les suivantes : 1° figure 16, Pl. IV de Maire : hyphes de Tricholome avec un noyau au repos et des divisions *amitotiques* dégénératives ; 2° fig. 26, Pl. III de Maire : division conjuguée dans une cellule à anse de *Fistulina hepatica ;* en réalité, il s'agit ici de deux noyaux se rapprochant, avec nucléoles séparés de la masse chromatique ; cette figure nous montre peut-être un stade précédant la mitose, mais pas encore la division elle-même. Donc en aucun de ces cas Maire ne figure une division conjuguée.

Un stade de division conjuguée, absolument analogue à notre fig. 10 et 11, pl. 7, a été représenté par Plantefol [**91**], dans la fig. 8 de son Mémoire sur le *Crocysporium ;* elle ne diffère de la nôtre que par un détail secondaire : les fuseaux ne sont pas parallèles au grand axe de la cellule. Ceci provient tout simplement de ce que le filament figuré est extrêmement large et que les fuseaux ont la place de s'orienter dans une direction quelconque. L'un des noyaux se trouve dans le bec, les autres dans la cellule (1).

(1) L'auteur croit avoir affaire à un bourgeonnement latéral d'une pointe de filament, ce qui n'est vraiment pas probable, le rameau étant trop minuscule. En outre, un rameau si jeune est, en général, encore dépourvu de noyaux, ceux-ci se tenant toujours à distance des points de croissance.

3) TRANSFORMATION DU MYCÉLIUM PRIMAIRE EN MYCÉLIUM SECONDAIRE

Dans les cultures issues d'un lot de spores semées en goutte pendante, on voit toujours apparaître, au bout de 5 à 15 jours, des hyphes secondaires. Elles naissent dans l'enchevêtrement des filaments et se dirigent en ligne droite vers la périphérie de la goutte. Il est, en général, difficile de voir exactement où et comment elles naissent, à cause de la multitude des hyphes ; dans quelques cas cependant, il est possible de voir leur lieu d'origine. Les hyphes secondaires naissent soit en continuation directe avec l'extrémité d'un filament primaire (Pl. 4, fig. 3, α), soit comme branche latérale d'une cellule intercalaire uninucléée ou multinucléée quelconque (fig. 11 du texte). L'hyphe secondaire a, dès son apparition, tous les caractères du mycélium secondaire. Elle s'accroît par division cellulaire, à la suite de mitoses conjuguées au niveau d'anses, de sorte que chaque cellule a deux noyaux et que, primitivement du moins, deux cellules consécutives sont toujours reliées par une anse.

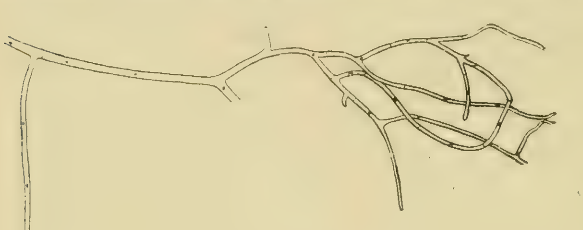


Fig. 11. — Naissance d'une branche secondaire sur une cellule intercalaire quelconque d'une hyphe primaire de Coprin.

Dans la fig. 3, pl. 4, nous voyons une partie d'un jeune mycélium primaire dont une des branches, issue du tube germinatif apocytique, est en voie de transformation. La cellule terminale, déjà secondaire, contient deux noyaux ; la pénultième en continuité directe avec la partie apocytique du mycélium primaire, contient deux noyaux un peu séparés des autres. Ceux-ci sont disposés par rapport à l'anse, comme le sont ceux des cellules pénultièmes des filaments secondaires, immédiatement après la fusion du bec d'anastomose, c'est-à-dire l'un à l'entrée de l'anse, et l'autre plus éloigné de celle-ci.

D'après ces figures, on pourrait croire, au premier abord, que le dicaryon a pris naissance, comme le pense Miss Nichols, par rapprochement de deux noyaux-frères appartenant à une même cellule. Ne voyant pas de fusion entre deux hyphes à la base de la branche binucléée, nous avons cru, tout d'abord, nous aussi, comme Maire et Nichols, que les deux noyaux du premier dicaryon provenaient de la même cellule ; mais, à la suite d'une série d'expériences dont nous parlerons plus loin, nous avons dû abandonner cette interprétation.

Dans certaines cultures en voie de transformation, on voit clairement (Pl. 4, fig. 3, et fig. 11 du texte) que l'apparition des dicaryons et celle des anses sont deux phénomènes concomitants.

Dans d'autres cultures, au contraire, le contraste entre filaments primaires et filaments secondaires est beaucoup moins marqué, les hyphes en voie de transformation contenant des cellules uninucléées et d'autres binucléées, quelques cloisons simples, d'autres munies d'anse se suivant sans ordre. La présence de becs d'anastomose est tout à fait irrégulière et semble n'avoir aucun rapport avec l'état binucléé de la cellule (1).

Or, en étudiant attentivement ces hyphes, qui semblent être à la fois primaires et secondaires, on remarque :

1° Que la cellule terminale est toujours munie d'une anse à sa base et contient toujours deux noyaux.

2° Que toute cellule intercalaire dont les deux cloisons sont pourvues d'anses est binucléée.

Ces filaments s'accroissent donc à leur extrémité, on peut l'affirmer, comme toute hyphe secondaire normale et produisent des cellules binucléées séparées par des cloisons à anse. Les cellules uninucléées que l'on trouve plus en arrière sont le produit d'un cloisonnement tardif d'une cellule primitivement binucléée. Les cloisons tardives n'ont pas d'anse et se forment entre les deux éléments d'un dicaryon (Pl. 6, fig. 6) Ces cellules uninucléées peuvent se diviser une à deux fois et même dans un cas, nous avons observé un oïdiophore chargé d'oïdies sur un article qui semblait provenir du cloisonnement tardif d'une cellule secondaire (Pl. 4, fig. 4).

(1) Maire et Nichols semblent n'avoir vu que des filaments de cette structure dans leurs jeunes cultures en voie de transformation ; ils disent l'un et l'autre que les anses apparaissent d'abord irrégulièrement et plus tard à chaque cloison.

En résumé, d'après ce qui précède, nous pouvons dire que la concomitance entre l'apparition des noyaux conjugués et celle du bec d'anastomose est un fait *constant* et *nécessaire* dans toutes les hyphes en voie de transformation. Toutefois ce rapport peut cesser d'être visible par suite de cloisonnements tardifs.

La première anse apparaît nécessairement à la suite du premier dicaryon et l'on peut énoncer comme une loi la proposition suivante : *l'anse, étant un organe préposé aux divisions conjuguées, ne peut se trouver primitivement qu'entre deux cellules binucléées.*

Le retour apparent aux conditions primaires que présentent certaines cellules secondaires doit être considéré, nous semble-t-il, comme un phénomène de dégénérescence, dû, peut-être, aux conditions spéciales des cultures artificielles.

Dans les cultures déjà nettement secondaires, le recloisonnement des filaments et le retour à l'état uninucléé sont extrêmement rares, et se produisent seulement dans les filaments séniles ou en dégénérescence manifeste, comme par exemple dans le cas dont nous avons déjà parlé plus haut (page 58 et figuré Pl. 6, fig. 3 à 5). Dans les premières cellules secondaires, issues des premiers dicaryons, cette sorte de dissociation des éléments conjugués est beaucoup plus fréquente et se voit dans des cellules qui ne présentent pas d'autres particularités que d'être déjà passablement pauvres en protoplasme (Pl. 6, fig. 6).

Ne connaissant pas au juste quels sont les liens qui unissent les deux éléments d'un dicaryon, il n'est pas facile d'expliquer pourquoi l'association en dicaryon qui vient de se former semble être moins intime que celle des deux éléments d'un dicaryon ayant déjà subi plusieurs divisions conjuguées.

Certaines expériences de Falck semblent montrer néanmoins que, dans des conditions très défavorables, les deux éléments d'un dicaryon de n'importe quelle cellule secondaire peuvent se dissocier. C'est ainsi qu'à plusieurs reprises il a obtenu, à partir de mycélium à anses de cultures secondaires de *Merulius domesticus,* un mycélium sans anse qui formait des oïdies semblables à celles d'un mycélium primaire. Cette sorte de retour a été provoquée par un séjour prolongé dans une étuve entre 26 et 28°, ou bien encore par l'emploi d'un milieu de culture hypertonique contenant 10 °/₀ de

glycérine. Lorsque l'action nocive n'était pas trop prolongée, Falck voyait réapparaître peu à peu du mycélium secondaire ; autrement la réduction était définitive. Falck [**41** p. 135] tente d'expliquer la chose par une phrase qui est plutôt une manière de résumer les faits qu'une explication vraie (1) :

« Ces résultats semblent indiquer que les hyphes du mycélium secondaire doivent être considérées comme une formation complexe née par l'addition de quelque chose de nouveau aux cellules du mycélium primaire, ce quelque chose étant le porteur de caractères distinctifs du mycélium secondaire. Ce nouveau facteur est sensible à certaines influences inhibitrices, et peut être réduit par l'action prolongée d'une température de 26 à 30° par exemple, et finalement totalement supprimé. Il reste alors une forme réduite presque identique au mycélium primaire, qui continue à vivre et à pousser sous cette forme. »

Les « formes réduites » (Falck dénomme ainsi les mycéliums redevenus primaires) ne produisaient ni basides, ni cordons différenciés, c'est-à-dire pas de mycélium tertiaire.

Maintenant que nous savons quel est le facteur interne qui distingue le mycélium secondaire du primaire, c'est-à-dire l'existence du dicaryon (2), il nous est peut-être permis de donner une explication probable des faits observés par Falck.

Le mycélium secondaire a des noyaux conjugués ; une certaine action inhibitrice peut provoquer la dissociation de ceux-ci et le mycélium, par un recloisonnement de ses cellules, redevient uninucléé ;

(1) « Endlich weisen diese Ergebnisse darauf hin, dass die Hyphen des sekundären « Mycels als zusammengesetzte Gebilde zu betrachten sind, indem den Zellen des « primären Mycels durch einen additiven Vorgang ein weiterer Komponent « zugeführt wird, der als Träger des Characters des sekundären Mycels betrachtet « werden muss. Dieser Komponent ist aber empfindlicher gegen bestimmte « Hemmungseinflüsse und kann z. B. durch länger und dauernde Einwirkung von « 26-30° unterdrückt, schliesslich auch abgetötet werden. Es bleibt dann eine « reduzierte, mit der primären nahezu identische Form bestehen, die für sich allein « existenzfähig ist. »

(2) Falck dit [40, p. 129], en parlant du mycélium primaire par opposition au secondaire et au tertiaire : « Nach den Untersuchungen von Blackman ist das « Mycelium welches bei den Uredineen aus den Basidiensporen ensteht, ein einker- « niges, während die myceliem der späteren Uredogeneration zwei Kerne auf- « weisen. Vielleicht ergibt eine Prüfung der primären und sekundären Mycelien « hier ähnliche Verhältesnisse. «

Dans la monographie ultérieure de *Merulius* [41] dont nous venons de citer un passage, l'auteur semble avoir abandonné cette hypothèse.

aussitôt les caractères du mycélium primaire réapparaissent (entre autres la formation d'oïdies). Si l'action inhibitrice a été très prolongée, toutes les hyphes jusqu'à leurs pointes d'accroissement, toutes les cellules de la culture ont subi cette modification. Il ne se forme plus de divisions conjuguées puisqu'il n'existe plus de dicaryons et le mycélium secondaire ne réapparaît plus, même lorsque des conditions meilleures en permettraient de nouveau le développement : on obtiendrait ainsi le mycélium « réduit et irréversible » de Falck.

Si, au contraire, l'action est moins prolongée, quelques cellules (les pointes des hyphes par exemple) sont restées normales ; au retour des conditions favorables, ces cellules se divisent par mitose conjuguée, et, au bout de quelque temps, nous verrons réapparaître le mycélium secondaire qui envahit toute la culture et recouvre le mycélium réduit, lequel finit par disparaître, exactement comme cela se passe lors du passage du mycélium primaire au mycélium secondaire.

C. — ÉTUDE DE L'*ARMILLARIA MUCIDA* (Schrat).

1) LE MYCÉLIUM PRIMAIRE.

a. — Morphologie externe

Spore. — La spore, légèrement allongée et portant à un de ses pôles une petite papille qui la fixe au stérigmate, est grande de 16-20 μ de long sur 13 à 15 μ de large (Pl. 3, fig. 9). Elle est incolore, à membrane épaisse et transparente. Souvent les spores fraîchement cueillies sur les chapeaux contiennent dans le protoplasme des gouttelettes réfringentes plus ou moins nombreuses.

Des gouttelettes de cette nature ont été décrites dans les spores de *Merulius,* de *Psalliota*, et, en somme, dans la plupart des spores de Basidiomycètes qui ont une membrane assez transparente pour permettre de voir le contenu cellulaire avant la germination. La nature chimique et le rôle physiologique de ces inclusions protoplasmiques sont encore discutés. Hartig [**59,** page 24] considère ces gouttelettes comme des réserves de graisse employées pendant la germination. Möller (1903) [**82,** page 42], n'est pas de cet avis ; d'après lui, ces gouttelettes n'apparaîtraient que dans les spores

dégénérées, ayant subi un dessèchement ou quelqu'autre dommage. Wehmer (1911) [**121**] affirme que toutes les spores fraîches contiennent des gouttelettes réfringentes, mais que celles-ci disparaissent toujours avant ou pendant la germination ; ces gouttes ne peuvent guère avoir qu'une faible valeur alimentaire, étant faites, selon l'auteur, non pas de graisse, ni de glycogène, mais d'une huile essentielle très volatile.

Germination. — En semant des lots de spores en cellule Van Tieghem, que les spores soient vieilles de plus de six mois ou fraîchement cueillies sur les basides mûres, il n'y a qu'une très faible proportion de germinations.

La première apparition du tube germinatif se fait toujours en un même point situé latéralement à peu près à mi-chemin entre les deux pôles (Pl. 3, fig. 10, 11, 12, 14). La membrane étant très transparente, on voit, à la germination, le protoplasme se détacher de la spore et se vider dans le tube germinatif.

L'utricule germinatif n'est jamais une grosse sphère, comme chez le Coprin. Il s'allonge de suite en un petit tube (Pl. 3, fig. 11 et 12) dont le volume n'est pas plus considérable que celui du mycélium primaire ultérieur. Les tubes germinatifs des spores qui germent isolées dans du liquide nutritif abondant, se ramifient aussitôt en plusieurs branches, toutes d'égale importance, produisant ainsi un petit mycélium rayonnant autour de la spore (Pl. 3, fig. 13 et Pl. 5, fig. 8). Lorsque au contraire, la spore qui germe se trouve dans le voisinage d'un autre mycélium, dans des conditions de nutrition insuffisante, l'utricule continue à s'allonger sans se ramifier (Pl. 3, fig. 14) jusqu'à ce qu'il ait atteint un endroit où les conditions soient plus favorables. A mesure que le tube germinatif pousse ainsi, on voit le protoplasme se retirer des parties les plus anciennes, et des cloisons se former successivement aux limites de la portion vivante, comme cela s'observe dans le mycélium des Mucorinées. Arrivé dans un endroit encore libre de végétation mycélienne, le tube se ramifie abondamment, formant une rosette (fig. 12 du texte). Dans les jeunes thalles à ramification irrégulière, les hyphes ne présentent que fort peu de cloisons et celles-ci à des intervalles variables. Le calibre des hyphes est d'environ 2 à 4 μ,

et n'atteint jamais celui des plus grosses branches secondaires.

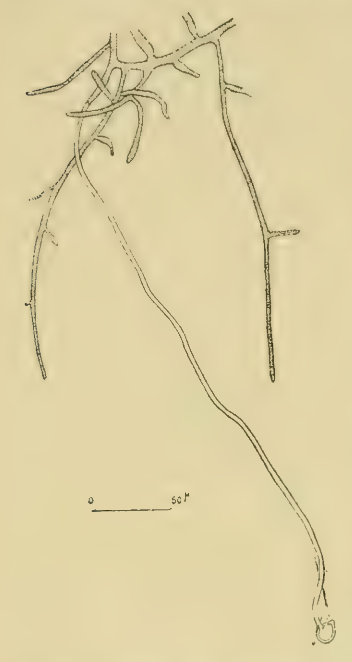


Fig. 12. — Mycélium primaire d'Armillaire. Le tube germinatif s'est beaucoup allongé avant de produire des ramifications. (Seule la partie pointillée contient du cytoplasme).

Nous avons suivi la croissance d'une dizaine de ces jeunes mycéliums pendant 5 jours, sans observer la formation ni d'anastomose, d'oïdie, ni d'anse. Des circonstances matérielles nous empêchèrent malheureusement de suivre ce développement plus avant et nous n'avons plus réussi, malgré de nombreux semis, à obtenir d'autres germinations en cellules Van Tieghem.

En conclusion de ce qui précède, nous pouvons dire que le mycélium issu de la spore, ou mycélium primaire, de l'*Armillaria mucida* est, comme celui des *Coprinus*, des *Merulius*, des *Lenzites*, dépourvu d'anses. Son calibre est inférieur à celui du mycélium adulte, et ses branches naissent sans régularité. Le mycélium primaire d'*Armillaria mucida* diffère néanmoins de celui du *Coprinus fimetarius*, et de ceux du *Merulius* et du *Lenzites*, tels que Falck les décrit, par plusieurs caractères : 1° le tube germinatif n'est pas sensiblement plus volumineux que les filaments primaires ultérieurs ; 2° les mycéliums issus de plusieurs spores voisines ne sont pas, dès les premiers stades, intimement enchevêtrés, les jeunes mycéliums ne se formant pas très rapprochés les uns des autres et leurs hyphes ne manifestant pas une tendance marquée à l'anastomose.

Nous n'avons malheureusement pas réussi à faire de préparations colorées de ces jeunes mycéliums ; à en juger par la disposition irrégulière des cloisons, nous devons supposer néanmoins que chaque article du mycélium primaire contient un nombre variable de noyaux.

2) MYCÉLIUM SECONDAIRE

a. — Morphologie externe

Aspect macroscopique. — En semant de nombreuses spores dans des tubes de cultures en milieu favorable, nous avons obtenu toujours, et à coup sûr, d'épais feutrages mycéliens d'un blanc pur qui portaient, très souvent, au bout d'un mois, des carpophores parfaits, quoique relativement petits, ayant de 1 à 3 centimètres de diamètre.

Le mycélium secondaire d'Armillaire est moins léger et duveteux que celui du Coprin. Il garde longtemps un aspect de velours épais et très blanc, puis s'affaisse, ne formant jamais de membrane, ni de toile tendue entre la paroi du tube et le substratum. La première apparition du carpophore se fait sous forme d'un petit bouton rosé, ou olivâtre ; il s'en forme toujours un grand nombre dans les tubes, mais en général un seul parvient à se développer. Le mycélium excrète, à sa surface, de grosses gouttes de liquide ambré qui s'oxyde à l'air, devenant bientôt noir comme de l'encre de Chine.

Aspect microscopique. — En examinant au microscope une portion de mycélium de ces cultures, on reconnaît immédiatement la structure générale du mycélium secondaire du Coprin. Chez l'Armillaire cependant, les hyphes sont beaucoup plus volumineuses, les entre-nœuds beaucoup plus longs ; les becs d'anastomose, proportionnellement plus grands, se fusionnent avec le filament sous-jacent en un point relativement éloigné de leur lieu de naissance, de sorte que la lumière de l'anse est toujours très largement percée (fig. 13 ci-contre).

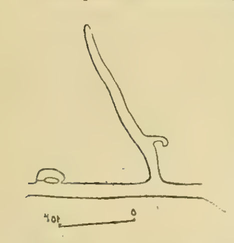
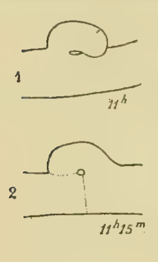


Fig. 13. — Fragment de cellules secondaires d'Armillaire avec une anse terminée et une autre en formation.

Pour connaître le mode de croissance de ce mycélium, il faut étudier les cultures faites sur lame ou lamelle ; dans ces conditions, comme du reste dans toutes les cultures artificielles, le calibre des hyphes diminue peu à peu ; celles-ci deviennent bientôt, en cellule Van Tieghem et surtout en tube Borrel, aussi fines et même plus minces que les plus petits filaments du Coprin, mais cela n'empêche pas l'étude de leur mode de croissance ; les entre-nœuds restent, en général, proportionnellement plus longs que chez le

Coprin, et les anses ont toujours une large lumière. Il est difficile de donner des mesures exactes de ces hyphes, qui varient beaucoup avec l'aération et la nutrition ; on peut dire toutefois que les cellules secondaires d'*Armillaria* ont en moyenne de 40-100 μ de long, tandis que celles de *Coprinus* n'en ont que de 20-50 μ.

En transportant dans une goutte pendante un fragment de mycélium, on voit pousser, dès le lendemain, une auréole de pointes rayonnantes qui s'allongent beaucoup plus que celles du Coprin avant de former des becs d'anastomose.



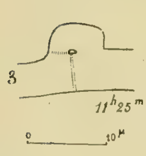


Fig. 14. — Formation d'une anse d'anastomose sur une cellule secondaire d'Armillaire. (dessinée sur le vivant avec la chambre claire.)

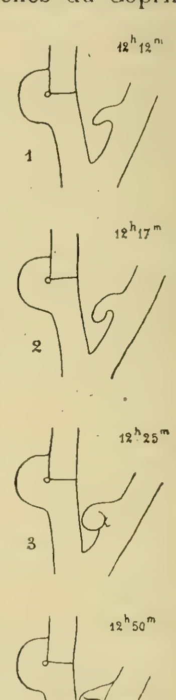


Fig. 15. — Formation de la première cloison d'anse à la base d'un jeune rameau latéral. (Dessiné sur le vivant avec la chambre claire)

Formation des anses. — Les anses se forment, en général, à une distance de 180 μ de la pointe terminale dans une hyphe de 2 μ de large, à 220 μ de la pointe, pour un filament de 3 μ de diamètre. Nous avons pu nous assurer que les anses naissent exactement comme chez le Coprin. Nous n'avons pas seulement retrouvé tous les stades de leur formation, mais encore pu suivre sous le microscope leur genèse, pas à pas, ainsi que le montrent les figures ci-contre (fig. 14 et 15 du texte). Dans l'un des deux cas figurés, les deux cloisons de l'anse apparaissent simultanément ; dans le second cas, au contraire, la cloison primaire se voit déjà, la secondaire tarde à apparaître.

Ramification. — La ramification se fait en général comme chez le Coprin. Les branches latérales, le plus souvent peu nombreuses, naissent presque toujours rapprochées de la cloison supérieure de la cellule-mère, et forment avec celle-ci un angle plus ou moins aigu (Pl. 10, fig. 10). Les branches secondaires, qui se forment à l'intérieur de la goutte pendante, poussent parallèlement aux branches principales. Il semble que toutes les

hyphes principales et latérales tendent à sortir au plus vite de la goutte et que ce tactisme les oriente toutes en ligne droite vers la périphérie de la lamelle. Les branches latérales qui se forment en dehors de la goutte, au contraire, ne sont plus aussi régulièrement orientées.

Chaque cellule ne porte, le plus souvent, qu'une seule branche latérale, qui se sépare de la cellule-mère par une cloison à anse plus ou moins rapprochée de son point d'origine (Pl. 10, fig. 9 et 10) ; cette branche devient, elle aussi, le centre d'un système de ramification.

La cellule terminale de chaque hyphe et même souvent les

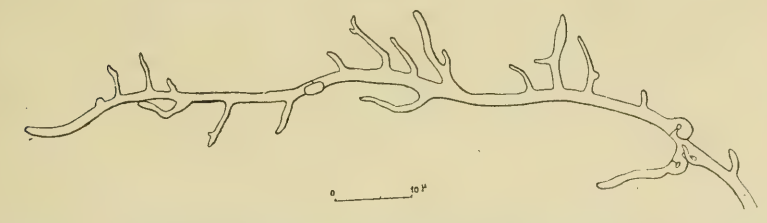


Fig. 16. — Extrémité d'une hyphe secondaire d'Armillaire dont les deux dernières cellules sont couvertes de courts rameaux latéraux à croissance limitée. On distingue, non loin de la seconde anse une branche latérale à croissance illimitée portant une anse d'anastomose.

deux ou trois premières cellules sont dépourvues de branches. On voit cependant apparaître parfois à l'extrémité d'hyphes fortes et vigoureuses, ayant conservé leur gros calibre, des branches latérales spéciales, nombreuses, irrégulièrement disposées, comme celles du mycélium primaire. Ces pointes, couvertes de courts rameaux, continuent de s'accroître en ligne droite, présentant une cloison à anse à chaque nouvelle cellule (fig. 16 du texte). Après avoir formé 1-3 cellules ainsi couvertes de branches, l'extrémité continue à pousser nue comme au début et acquiert ultérieurement une ramification régulière normale. Les branches irrégulières se ramifient par dichotomie, s'allongent un peu, et bientôt leur croissance s'arrête (fig. 17 du texte). Une alternance de cellules secondaires normales et de cellules couvertes de petites branches peut se

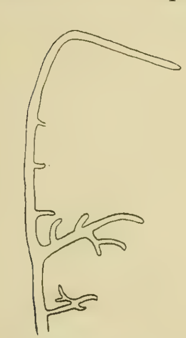


Fig. 17. — Extrémité d'hyphe secondaire d'Armillaire, présentant deux branches ramifiées à croissance limitée.

présenter quelquefois ; il en résulte une hyphe droite à cellules élancées, portant, à certains endroits, des bouquets ramifiés ressemblant beaucoup à ceux des filaments représentés par Falck [**40**, fig. 10, page 105] (1).

Nous n'avons jamais observé la formation d'oïdies ni même de chlamydospores dans les mycéliums secondaires de l'Armillaire, et aucune différenciation tertiaire ne s'est présentée dans nos cultures, en dehors des carpophores.

b. — Cytologie

Protoplasme. — La structure protoplasmique est plus granuleuse que chez le Coprin : les cellules terminales sont très denses et homogènes, contenant quelques granulations colorables près de la pointe, comme le montre la fig. 11, pl. 10.

Nous avons parfois observé, dans les trois genres de Basidiomycètes étudiés, mais plus clairement chez l'*Armillaria mucida* qu'ailleurs, des granules particuliers extrêmement petits et légèrement colorables par l'hématoxyline, situés près des pointes d'hyphes ou à la base des premières ébauches de branches latérales (Pl. 10, fig. 1 et 2). Ces granules se divisent souvent, produisant deux granules-fils reliés par un petit pont. Dans quelques hyphes, nous avons observé une paire de granules en division, côte à côte, comme une minuscule division conjuguée de noyaux d'Urédinées (Pl. 10, fig. 1). Nous ne faisons que signaler ces corpuscules en remarquant qu'ils se trouvent près des pointes de croissance et éloignés des noyaux, sans présumer en rien de leur signification ni de leur origine.

Comme chez le Coprin, on voit se former dans les sillages des noyaux, à la suite de migrations, une traînée de protoplasme filamenteux qui devient de plus en plus colorable et visible à mesure que les cellules vieillissent et se vident ; un pareil ruban de protoplasme se voit souvent clairement dans l'anse, comme le montrent les fig. 13, 17 et 18 de la pl. 10. Dans la fig. 17, pl. 10, la traînée proto-

(1) Cette figure représente des hyphes particulières, nées dans l'intérieur de l'agar des cultures artificielles ; Falck ayant trouvé ces bouquets vides de protoplasme, et pleins d'un liquide aqueux qu'ils semblaient puiser dans le milieu extérieur, les considère comme des sortes de rhizoides absorbants. Les branches ramifiées à croissance limitée que nous avons observées sur certaines cellules secondaires, contenaient par contre un protoplasme parfaitement normal.

plasmique de l'anse est si colorable que l'on pourrait, à première vue, la prendre pour une mitose mal fixée.

Formes de dégénérescence. — Dans le cas normal de vieillissement des cellules, le protoplasme se raréfie, la membrane s'affaisse et les noyaux pâlissant finissent par disparaître. Dans les cultures en tube Borrel ou en cellules Van Tieghem, les hyphes dégénèrent rapidement et montrent une réduction très considérable de leur volume, accompagnée de raréfaction du protoplasme, et d'une déchromatisation des noyaux. Quelquefois, au contraire, on voit des hyphes à pointes très hypertrophiées, à protoplasme abondant, granuleux et excessivement basophile ; ces pointes finissent par prendre des formes bizarres, souvent comme d'énormes boudins colorés en noir par l'hématoxyline et leurs noyaux se multiplient (Pl. 10, fig. 21).

Une autre forme de dégénérescence, que nous retrouverons chez le *Tricholoma*, s'observe parfois aussi dans les cultures sur lames de l'*Armillaria ;* on voit se former à l'extrémité ou sur les flancs d'hyphes à aspect normal, une hernie de protoplasme ; peu à peu, tout le contenu de la cellule s'y déverse, les noyaux s'y rendent et y subissent une fragmentation ; au bout d'un certain temps, le tout crève et finit par disparaître.

Cloisons. — Les cloisons se forment, comme chez le Coprin, toujours dans les traces de fuseaux et seulement au niveau des anses. On ne les voit se dessiner nettement qu'après la disparition du fuseau mitotique.

Nous n'avons vu que très rarement, chez l'*Armillaria* (Pl. 10, fig. 9), quelque chose qui ressemble aux ponctuations basophiles observées si fréquemment aux cloisons normales des hyphes du *Coprinus fimetarius.*

Noyaux. — La présence de deux noyaux par cellule est la règle, ici comme dans le mycélium secondaire que nous avons étudié précédemment.

Noyaux au repos. — Les noyaux sont, en général, beaucoup plus grands que ceux du Coprin, mais la structure est en somme la même. Les premières cellules des filaments en pleine croissance ont souvent des noyaux constitués par une vésicule hyaline contenant un

grand nucléole atteignant parfois 3-4 μ de long, arrondi ou elliptique ; la membrane, très mince, ne se reconnaît le plus souvent qu'à la netteté du contour du protoplasme environnant. Le nucléole se colore en noir par l'hématoxyline ferrique et en rouge par la double coloration hématéine-safranine.

Des noyaux riches en chromatine se trouvent cependant souvent chez l'Armillaire, même dans les cellules très jeunes. La chromatine, disposée sans doute en un reticulum invisible, forme dans la cavité nucléaire un semis granuleux plus ou moins dense ; le nucléole excentrique contenu en général dans une vacuole paraît être souvent, à cause de cela même, séparé de la plage chromatique.

La chromatine prend, dans les colorations à l'hématoxyline ferrique, une teinte bleue plus ou moins intense, toujours plus claire que celle du nucléole, et à la double coloration une teinte violette. La plage chromatique, souvent simplement arrondie, s'allonge parfois et peut même prendre la forme de queue de comète, plus ou moins fragmentée (Pl. 10, fig. 5 et 6 et Pl. 12, fig. 11) tandis que le nucléole, moins plastique, ne se déforme que légèrement. En général, le nucléole et la plage granuleuse sont situés l'un derrière l'autre ; dans la fig. 14, pl. 10, par exception ils se trouvent l'un à côté de l'autre, le nucléole, resserré, ayant subi lui aussi un étirement assez considérable. Dans les cellules un peu plus âgées, tous les noyaux sans exception présentent dans la cavité nucléaire de la chromatine en abondance. Les noyaux vieux sont presque toujours allongés, tout à fait homogènes ou à nucléole très réduit et finissent par disparaître complètement dans les cellules séniles.

Noyaux en migration. — Les noyaux étant très grands et possédant, en plus du nucléole, une abondante chromatine, se déforment bien plus que ceux du Coprin, au moment de la migration nucléaire. Les noyaux des Coprins, relativements petits, peuvent souvent, sans s'étirer, pénétrer dans une branche latérale ou traverser la perforation de la membrane entre le bec et le filament sous-jacent ; chez l'Armillaire, au contraire, les noyaux, beaucoup plus grands, sont obligés presque toujours de se déformer fortement.

La planche 10 nous en montre plusieurs exemples ; dans la fig. 11 nous voyons deux noyaux s'éloignant de l'endroit où s'est produite la mitose, pour se rapprocher du centre de la nouvelle cellule termi-

nale. Ils ont pris, l'un et l'autre, la forme de larmes bataviques, le nucléole se trouvant, comme dans la plupart des cas, à l'arrière. Dans beaucoup de figures, on voit le noyau s'étirer encore plus, prenant l'aspect typique des « kometenkerne » de Ruhland. Dans la fig. 9, pl. 10, par exemple, nous voyons les noyaux aussitôt après la mitose ; l'un d'eux n'a pas encore formé de nucléole et s'étire pour rentrer dans la cellule-mère, il a l'apparence d'un ruban noir. Un aspect encore plus curieux de noyaux en migration est celui de certains qui présentent deux masses chromatiques étirées analogues aux chromosomes des mitoses figurées par Sappin-Trouffy chez les Urédinées. Ainsi dans la pl. 10, la fig. 22 représente deux noyaux qui s'étirent et se rendent dans une branche latérale. Le premier noyau est sur le point d'y pénétrer, il a une plage chromatique très étirée et intensément colorable, son nucléole très pâle, sur le point de disparaître, est éloigné du reste du noyau ; le second noyau, moins foncé, montre un étirement encore plus accentué et, dans la partie élargie, une structure double très nette ; le nucléole est toujours grand et encore chromatique. Dans cette figure, comme dans celles des prophases de mitose, il semble qu'il y ait une colorabilité inversement proportionnelle du nucléole et du réseau chromatique.

La fig. 23, pl. 10, montre un stade un peu plus avancé : le premier noyau a pénétré dans la branche, son nucléole a complètement disparu, tandis que sa chromatine, très dense et étirée, montre nettement une structure double. Le second noyau, à la base de la nouvelle branche, est en forme de comète avec une queue peu colorable et repliée ; le nucléole est grand et très coloré.

Les noyaux, déformés par la migration, semblent se diviser seulement après avoir repris une forme régulière. Les noyaux des branches latérales, avant la formation de la cloison basilaire, ont en conséquence, le plus souvent, une forme normale de noyaux au repos, comme celle des noyaux de la branche figurée en 15, pl. 10.

Dans quelques cas, nous venons de le voir, le nucléole du noyau en migration est abandonné dans le protoplasme pendant le déplacement.

Noyaux et branches latérales. — Comme chez le Coprin, ici aussi les noyaux se trouvent éloignés des pointes de croissance, et ne

pénètrent guère dans les branches latérales que lorsque celles-ci ont atteint la longueur de 15-20 μ. Une fois dans la jeune branche, les deux éléments, ayant repris leur structure de noyau au repos, se divisent ; entre la nouvelle cellule et la cellule-mère se forme une cloison munie d'une anse. Lorsque la cellule porte plusieurs branches à croissance illimitée, ce qui est rare, celles-ci reçoivent successivement leurs noyaux par division du dicaryon de la cellule-mère. Les petites branches courtes, à croissance limitée, que nous avons trouvées sur certaines hyphes, ainsi que les bouquets ramifiés qui en proviennent, sont toujours dépourvues de noyaux.

Noyaux et anastomoses. — Chez l'*Armillaria mucida,* les anastomoses sont rares et ne se produisent que dans le mycélium très enchevêtré.

Dans le cas représenté fig. 9, pl. 12, une jeune cellule secondaire qui vient de subir la mitose conjuguée s'anastomose avec une pointe qui est elle-même binucléée (1). L'article a, encore ici, un nombre double de noyaux, mais un des couples ne tardera pas à disparaître, les articles anastomotiques plus âgés ayant ici, comme dans les autres espèces, un seul dicaryon.

Divisions cellulaires et mitoses conjuguées. — Dans le mycélium secondaire d'*Armillaria mucida,* les mitoses conjuguées se font, comme il était à prévoir, exactement comme chez le Coprin : pendant que les noyaux se rendent à l'endroit où s'accompliront les mitoses, leur chromatine se condense, la membrane disparaît et le nucléole est expulsé.

La fig. 2, pl. 12, dessinée d'après une préparation colorée à l'hématéine-safranine, nous montre deux noyaux se préparant à la mitose. La chromatine, violette, est accumulée dans un des noyaux en une petite baguette qui se rend dans l'anse ; dans l'autre noyau, elle est en forme d'arc. Les nucléoles rouge vif sont rejetés sur le côté.

Dans la fig. 3, pl. 12, l'un des noyaux s'est engagé dans l'anse ; son nucléole, expulsé dans le protoplasme, est déjà très petit. L'autre noyau a une forme arrondie ; on ne distingue pas de nucléole dans son voisinage.

Les nucléoles, qui souvent semblent être rejetés dans le proto-

(1) La figure ne représente pas cette pointe avec ses deux noyaux.

plasme à la prophase des mitoses, disparaissent avec une rapidité extraordinaire ; on n'en voit plus trace à l'anaphase.

Dans la fig. 5, pl. 12 et la fig. 2, pl. 10, les noyaux, composés seulement d'une petite masse chromatique dense, sont déjà en position pour subir la mitose.

Les stades de divisions conjuguées que nous avons eu l'occasion de voir chez l'Armillaire étaient déjà tous très avancés, ayant atteint l'anaphase ou même la télophase (Pl. 12, fig. 6 à 10). Les mitoses se font d'ordinaire simultanément comme chez le Coprin, et seulement lorsque le bec est bien formé ; nous avons trouvé néanmoins assez souvent chez l'*Armillaria* d'intéressantes petites anomalies.

Dans la fig. 10, pl. 12, par exemple, la mitose de l'anse est un peu en retard sur celle de l'autre noyau ; ce cas est ici fréquent et se présente parfois même chez le Coprin.

Dans le cas représenté fig. 7, pl. 12, le retard est très grand : l'un des noyaux est en mitose dans la cellule, au-dessous de la première ébauche du bec, encore à peine visible, l'autre noyau, à quelque distance, est encore à l'état de repos.

La fig. 14, pl. 12, représente un stade plus avancé d'un cas semblable ; tandis qu'un des éléments du dicaryon a déjà subi la mitose et que les noyaux-fils sont, l'un dans la cellule distale, l'autre dans la cellule proximale, l'autre élément se divise tardivement dans l'anse.

La fig. 6, pl. 12 nous montre une autre anomalie, extrêmement curieuse, qui nous permet de considérer la division conjuguée sans anse, dans certains cas du moins, comme étant dérivée de la division conjuguée avec anse dont elle serait un cas limite. Dans cette figure, les deux mitoses sont tout à fait simultanées, mais l'anse ayant tardé à apparaître, les deux noyaux se sont divisés l'un à côté de l'autre dans la cellule hyphale elle-même. Dans le cas figuré, l'anse va peut-être finir par se développer et un des noyaux-fils va y pénétrer, de sorte que, malgré le grand retard dans le développement du bec d'anastomose, les choses vont sans doute reprendre par la suite l'aspect normal. On conçoit cependant que si l'anse ne se développait pas, les fuseaux resteraient là où ils sont et les cloisons qui doivent se former à l'équateur de chacun d'eux coïncideraient plus ou moins l'une avec l'autre, produisant une cloison unique, probablement à peine oblique. De cette façon, nous verrions se pro-

duire, par avortement de l'anse, une mitose conjuguée telle que celles qui sont de règle chez les Urédinées.

Anomalie dans le nombre de noyaux. — Les cellules secondaires anormales contenant plus de deux noyaux sont plus fréquentes chez l'Armillaire que dans les autres espèces étudiées. On voit assez souvent des cellules à trois noyaux (Pl. 12, fig. 12 et 13) et cela même dans des mycéliums vigoureux et en pleine croissance ; ce nombre trois peut, nous semble-t-il, naître de deux façons différentes : ou bien il serait la conséquence d'un retard de la mitose d'un des éléments du dicaryon sur l'autre, comme nous l'avons vu se produire plus haut, ou encore, cas qui semble assez fréquent, l'un des deux noyaux conjugués se fragmenterait amitotiquement une ou même plusieurs fois (Pl. 12, fig. 13).

D. — ÉTUDE DU *TRICHOLOMA NUDUM* (Bull).

Les spores sont extrêmement petites, d'un blanc rosé. Nous ne savons rien du mycélium primaire de cette espèce, n'ayant pas réussi à faire germer les spores en cellules Van Tieghem.

Brefeld n'a pas étudié le *Tricholoma nudum*, mais bien le *Tricholoma sordidum*. Chez celui-ci, comme chez tous les Basidiomycètes étudiés jusqu'à présent, les premiers filaments ne portent pas d'anses. Celles-ci ne se forment que plus tard. Selon toute vraisemblance, les choses doivent se présenter de la même manière chez le *Tricholoma nudum*.

MYCÉLIUM SECONDAIRE

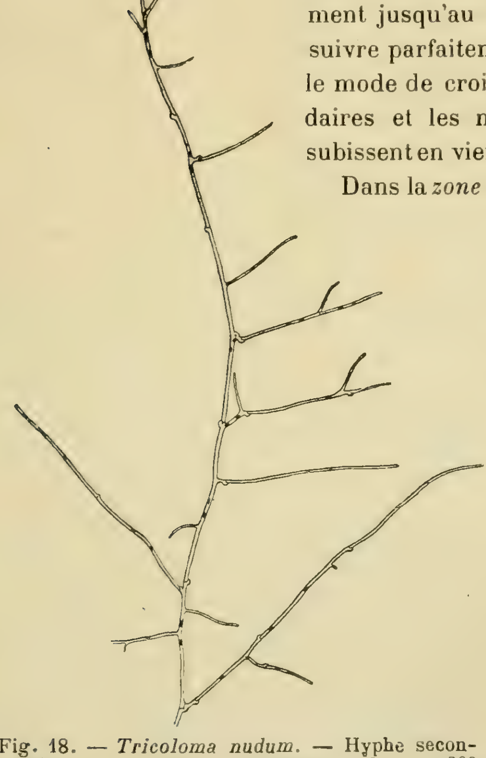
a. — Morphologie externe

En faisant des semis sur milieu solide, on observe dans beaucoup de cas la formation de petites houppes, de filaments peu denses, d'un violet clair. Vus au microscope, ces filaments sont tous secondaires et ont à peu près la même structure et les mêmes dimensions que ceux du Coprin.

Les branches latérales poussent le plus souvent, ici comme ailleurs, près de la cloison supérieure de la cellule, non loin de

l'anse ou sur l'anse elle-même (Pl. 12, fig. 27 et 32). Les branches naissent souvent selon un angle aigu.

Cultures sur lames en tubes Borrel. — Aucun des mycéliums que nous avons cultivés ne pousse aussi bien que celui-ci sur lame en tube Borrel. Au bout de 8 à 15 jours, la lame est couverte sur une hauteur de 0^{cm}, 5 à 2 cm. d'une couche unique de filaments. Dans la région d'accroissement, le calibre de ceux-ci est considérablement moindre que celui du mycélium qui pousse sur les feuilles mortes et autres substratums favorables, mais ne présente, en général, pas de dégénérescences. Depuis l'extrémité distale de la zone d'accroissement jusqu'au niveau du liquide, on peut suivre parfaitement, sur ces préparations, le mode de croissance des hyphes secondaires et les modifications que celles-ci subissent en vieillissant.


Fig. 18. — *Tricoloma nudum.* — Hyphe secondaire de la zone d'accroissement. Gr. × 300 environ.

Dans la *zone d'accroissement* les hyphes principales sont sensiblement parallèles les unes aux autres, poussant toutes perpendiculairement à la surface du liquide. Les cellules portent souvent une seule branche latérale plus ou moins rapprochée de l'anse. Ces branches latérales naissent à angle droit ou aigu, et prennent bientôt une orientation générale voisine de celle des branches-mères. Les hyphes principales voisines et leurs branches secondaires, encore assez distantes les unes des autres, ne semblent pas s'attirer et ne contractent pas d'anastomoses (fig. 18 du texte).

Dans la *zone d'anastomose,* un peu plus en arrière, les branches secondaires se sont accrues et présentent, à leur tour, des rameaux latéraux. L'espace qui séparait deux systèmes voisins dans la zone

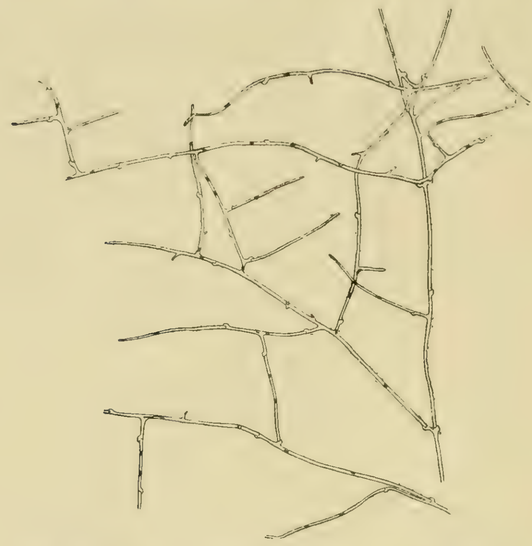


Fig. 19. — *Tricholoma nudum*. Réseau mycélien secondaire de la zone d'anastomoses. Gr × 300 environ.

d'accroissement est maintenant parcouru par de nombreuses hyphes. Celles-ci se touchent, s'entrecroisent et contractent de multiples anastomoses, exactement comme celles que nous avons étudiées chez le Coprin. Chez le *Tricholoma*, l'attraction entre filaments ne se fait pas à une aussi grande distance que chez le Coprin (fig. 19 du texte).

Dans la *zone de remaniement des hyphes,* plus en arrière encore, on trouve un enchevêtrement de plus en plus serré ; les hyphes y deviennent un peu plus larges et se vident ; leur croissance est déjà considérablement ralentie ; dans cette région les branches terminales ne portent que très rarement des anses jeunes. A mesure que l'on s'éloigne encore, on voit des hyphes de plus en plus larges, jusqu'à ce qu'on arrive à une région où elles sont presque toutes énormément hypertrophiées et presque vides ; les anses, primitivement d'aspect normal, n'augmentent pas beaucoup de volume, sont de moins en moins saillantes et finissent par prendre l'aspect de simples petites

bosses latérales au niveau de chaque cloison, saillies qui paraissent dépendre de la cellule proximale (1) (fig. 20 du texte).

Dans certaines parties des cultures, on voit, à côté des hyphes vides et hypertrophiées, certaines branches et certaines régions de filaments en continuité directe avec les précédentes, restées minces et pleines de protoplasme (fig. 21 du texte).

Plus en arrière, nous l'avons vu, le calibre de toutes les hyphes et de toutes les branches latérales, pour courtes qu'elle soient, est énorme. Il se forme un réseau continu de gros tubes, pleins d'un liquide aqueux, dont les anses, à peine reconnaissables, forment de petites saillies au niveau de chaque cloison. La membrane de ces hyphes est un peu plus épaisse que celle des filaments en pleine croissance. Nous assistons ici évidemment à un commencement de différenciation tertiaire du mycélium, très analogue à celle que subissent les hyphes secondaires, pour devenir des vaisseaux conducteurs.

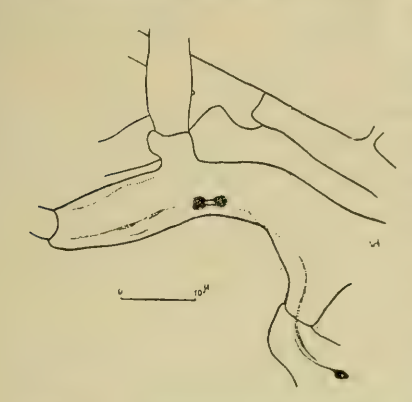


Fig. 20. — Fragment de réseau mycélien dont les hyphes sont devenues de gros tubes remplis de liquide hyalin. Anses déformées, noyaux dégénérés. Gr. × 1000.

Dans la fig. 12 du texte de sa monographie des *Lenzites*, Falck [**40**] figure une hyphe vasculaire qui ressemble beaucoup aux filaments modifiés que nous venons de décrire chez le *Tricholoma*. La lumière s'est élargie par renflement du filament, la membrane est épaissie et les anses prennent absolument le même aspect que dans notre préparation. Les anses se transformeraient plus tard, d'après Falck, en ponts de communication entre cellules voisines par disparition de la cloison

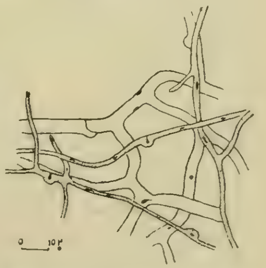


Fig. 21. — Réseau mycélien dont certaines hyphes sont hypertrophiées et presque vides, d'autres normales et remplies de protoplasme.

(1) Ce sont des aspects tels que ceux-ci qui semblent avoir induit en erreur Beauverie dans son étude du *Merulius* [5].

secondaire. Nous n'avons pas vu cette transformation s'opérer dans nos cultures.

Tel qu'il est, et malgré la persistance des cloisons transversales, le réseau des grosses cellules, à lumières extrêmement larges (fig. 20 du texte), qui s'est formé dans les cultures sur lames de *Tricholoma nudum,* a certainement une grande importance physiologique. C'est grâce à lui que la conduction du liquide se fait rapidement jusqu'à la zone d'accroissement, ce qui permet à celle-ci de se former normalement sur une lame de verre à 1 ou 2 centimètres audessus du niveau du liquide nutritif.

Un début de formation de cordons à vaisseaux conducteurs encore peu différenciés est la seule formation tertiaire qui soit apparue dans nos tubes de culture de *Tricholoma nudum.* Les mycéliums sont restés stériles et indéfiniment dépourvus de carpophores.

b. — Cytologie

Dans ce chapitre, nous insisterons surtout sur la structure du noyau, sur les migrations nucléaires et sur la caryolyse d'un des dicaryons dans les articles anastomotiques, tout le reste ressemblant extrêmement à ce que nous avons déjà vu ailleurs.

La constance des deux noyaux dans toute cellule à anse est pour ainsi dire absolue ; le protoplasme est dense et homogène dans les pointes de croissance, mais se raréfie déjà dans la zone d'anastomose où l'on voit souvent des rubans de protoplasme colorable traversant la cellule et réunissant les noyaux aux cloisons (Pl. 12, fig. 19) ; celles-ci présentent souvent des épaississements basophiles hémisphériques (Pl. 12, fig. 32).

Le protoplasme présente diverses formes de dégénérescence. Ainsi certaines hyphes sont bourrées de granules réfringents, comme ceux que nous avons observés chez le Coprin (Pl. 7, fig. 21), et comme ceux que Maire décrit dans les hyphes vasculaires du pied du carpophore de l'espèce ici-même étudiée [**74**, p. 145].

Au bout de plusieurs semaines, on voit apparaître dans les cultures en tube Borrel une autre dégénérescence mycélienne. Certaines hyphes, encore jeunes, en pleine croissance, présentent des hernies qui deviennent de grosses boules de protoplasme ; en général cellesci se forment à l'extrémité d'un filament (Pl. 12, fig. 31), d'autres

fois en un point quelconque de la cellule. On aperçoit tout d'abord une irrégularité du contour cellulaire. Un des noyaux, quelquefois les deux, se rendent dans cette région. La saillie augmente, la membrane se gélifie, et on a ainsi une grosse goutte de cytoplasme très colorable qui s'accroît à mesure que le contenu du filament s'y déverse. Les noyaux s'hypertrophient, deviennent très chromatiques et se fragmentent ; la grosse boule de protoplasme crève et le tout pâlit et disparaît rapidement. Dans la figure 22 ci-contre, on voit deux filaments dont les boules de protoplasme ont conflué en une seule. Cette dernière forme de dégénérescence, facile à reconnaître sur le vivant, est rare tout d'abord, mais finit par se montrer au bout de quelques semaines de culture à toutes les extrémités des hyphes de la région de croissance.

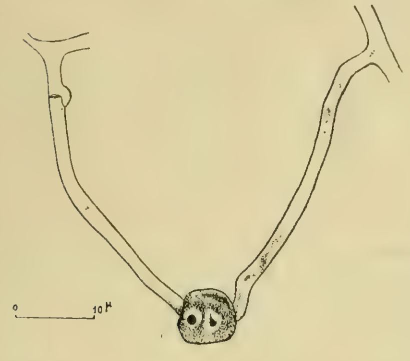


Fig. 22. — Grosse goutte de protoplasme formée par la confluence du contenu de deux cellules dégénérées.

Noyau. — Dans les espèces précédemment étudiées, les noyaux des pointes en voie de croissance se composent, le plus souvent, comme nous l'avons vu, d'un gros nucléole arrondi ou légèrement elliptique, contenu dans une vésicule hyaline. Cette forme de noyaux ne se présente que très rarement dans les cultures sur lame, en tube Borrel, du *Tricholoma nudum* (Pl. 12, fig. 29). Dans ces cultures, la plupart des cellules terminales renferment des noyaux comprenant seulement une petite masse allongée de chromatine ; dans les cellules les plus jeunes, la chromatine est très dense et il est souvent impossible de distinguer un nucléole (Pl. 12, cellules terminales des fig. 24, 25 et 26). Mais dès la seconde cellule de ces filaments, on observe le plus souvent un nucléole situé à l'une des extrémités du noyau (Pl. 12, fig. 16, 19, 23 et les cellules pénultièmes des fig. 24, 25 et 28) ; d'abord très petit et difficile à distinguer de la chromatine, il devient plus facile à reconnaître à mesure qu'il

s'accroît et que le reste de la chromatine devient moins dense. Dans le *Tricholoma* comme dans les autres espèces, il semble y avoir une proportionnalité inverse entre les dimensions du nucléole et la colorabilité du semis chromatique.

En résumé, dans la plupart de nos cultures de Tricholome, les noyaux présentaient un nucléole plus petit que celui des autres espèces, et en outre dans les extrémités en voie de croissance, le noyau ne semblait pas avoir le temps, entre deux mitoses successives, de reformer un nucléole et de reprendre la structure parfaite du noyau au repos.

Dans les cellules séniles, les noyaux redeviennent des taches homogènes grandes et peu chromatiques, mal délimitées et souvent fragmentées (fig. 20 du texte).

Noyaux en migration. — Dans nos cultures de *Tricholoma nudum* la plupart des noyaux, sauf ceux des cellules à croissance arrêtée, étaient en migration, comme l'indique suffisamment leur forme extrêmement allongée. Parmi eux, les uns se sont trouvés fixés aussitôt après la mitose : ils étaient en train d'émigrer vers le centre des nouvelles cellules formées (Pl. 12, fig. 26). D'autres étaient en mouvement pour se rendre dans une nouvelle anse en formation (fig. 24 et 25) ou pour entrer dans une branche latérale (fig. 16, 17, 18, 22, 28), ou encore dans une branche anastomotique (fig. 20 et 23).

Les noyaux, se composant surtout d'un semis chromatique très plastique, présentent une variété extraordinaire de formes allongées et disloquées, dont nous allons examiner quelques-unes.

La fig. 18, Pl. 12, montre avec une remarquable clarté un stade que nous avons vu assez souvent chez le Tricholome. Après avoir formé la première branche latérale, munie près de sa base d'une cloison à anse, la cellule en forme une seconde qui attire les deux noyaux de la cellule-mère, les éloignant de la base de la première branche où ils étaient restés après la mitose. Le premier noyau, extrêmement allongé, pénètre dans la branche vers laquelle il semble être attiré par un fin filament ; son nucléole est à la base du rameau latéral. L'autre noyau est un peu en retard sur le premier ; sa chromatine disloquée forme une traînée à travers toute la cellule et paraît

reliée par un filament cinoplasmique avec un granule très visible qui se trouve à l'intérieur de la nouvelle branche.

Chez le Tricholome comme chez l'Armillaire, les noyaux, déformés par la migration, rappellent souvent des noyaux en mitose : ainsi dans la fig. 24, pl. 12, la masse chromatique du premier noyau est divisée en deux ; le second noyau a une forme de tache allongée ; les deux nucléoles sont abandonnés dans le protoplasme.

La fig. 22 de la pl. 12 montre une anse sur laquelle se sont formées deux branches à peu près de même âge. Les noyaux de la cellule, dépourvus de nucléole, sont en migration : l'un d'eux a une structure de ruban déroulé, déjà décrite chez les Urédinées ; l'autre est plus trapu et plus dense. Le premier a déjà pénétré en partie dans la plus longue des deux branches, mais une autre force, qui n'est peut-être qu'un courant protoplasmique, l'attire en même temps vers l'autre branche. Des deux attractions s'exerçant à la fois, laquelle l'emportera ? il semble que ce soit celle qui fera pénétrer le noyau dans la branche la plus allongée, où se trouve sans doute le centre cinétique.

Nous avons observé une ou deux fois des cellules mycéliennes portant deux branches latérales de même taille, et dont chacune avait attiré à elle un des éléments du dicaryon. Dans ce cas, que se passera-t-il ultérieurement ? deux alternatives se présentent : ou bien, chaque noyau se divisant indépendamment, il se formera au niveau de chaque branche une cellule uninucléée ; ou bien l'un des noyaux, se trouvant dans l'une des branches, quittera celle-ci et viendra retrouver son conjoint pour subir près de lui sa division caryocinétique. N'ayant jamais vu de cellules secondaires jeunes à un seul noyau, nous inclinons vers cette seconde hypothèse.

Noyaux et anastomoses. — Nous avons pu étudier de nombreuses anastomoses chez le Tricholome et nous avons toujours constaté qu'à la fusion de deux ou de plusieurs cellules, tous les dicaryons, sauf un, dégénèrent rapidement et finissent par disparaître. Les éléments du dicaryon qui persiste viennent se placer vers le centre du nouvel article formé par la fusion de deux, ou de plusieurs cellules, ou près d'une branche jeune, sur laquelle se formera un bec.

Dans la figure ci-après (fig. 23) deux cellules se sont soudées

bout à bout : un des dicaryons est déjà désorganisé ; l'autre, normal, subsistera seul.

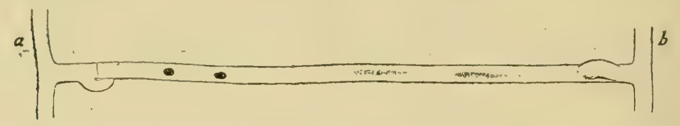


Fig. 23. — Pont d'anastomose entre deux hyphes parallèles *(a)* et *(b)* formé par la fusion bout à bout de deux rameaux latéraux. Le dicaayon d'une des cellules fusionnées est en voie de disparition.

Dans la fig. 24 du texte, la cellule *(a)* n'a plus de noyau ; ceux de *(b)* persistent et émigrent pour venir se placer au centre du nouvel article.

Dans la fig. 25 ci-contre, les noyaux de la cellule *(b)* très déformés sont en voie de disparition, ceux de la cellule *(a)* se sont engagés dans le pont anastomotique et se sont placés vers le centre de l'article formé par la fusion des deux cellules *(a)* et *(b)*.

Fig. 24. — Anastomose entre deux cellules secondaires *(a)* et *(b)*, le dicaryon de la cellule *(b)* est en voie de disparition, celui de la cellule *(a)* a pénétré dans le pont anastomotique.

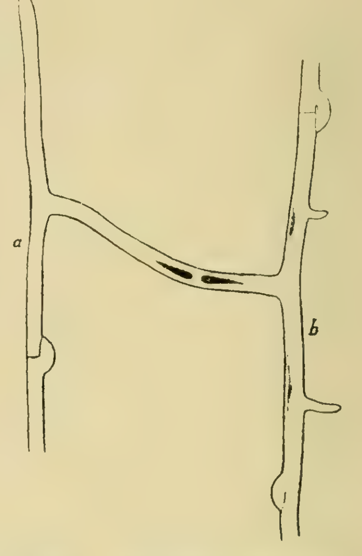


Fig. 25. — Anastomose entre deux cellules secondaires de *Tricholoma nudum*. Les deux cellules fusionnées ne contiennent plus qu'un seul dicaryon.

Dans la fig. 20, pl. 12, une anastomose s'est faite entre l'extrémité d'un filament et une cellule intercalaire d'un autre. Un des dicaryons a disparu, tandis que l'autre est en migration. Un de ces éléments est en forme de virgule ; l'autre a pris, pour passer d'une cellule à l'autre, une forme tout à fait remarquable d'anaphase de mitose simple.

Dans la fig. 23, pl. 12, on voit deux cellules intercalaires reliées par une branche anastomotique. L'ensemble des deux cellules ne contenait pas d'autre noyau que les deux qui ont été figurés. Ceux-ci, appartenant vraisemblablement à la cellule inférieure, émigrent pour venir se placer dans la cellule supérieure, en un point voisin du centre de gravité de l'ensemble des deux cellules fusionnées.

Nous pourrions figurer de nombreux cas analogues ; ceux que nous venons de décrire suffiront pour montrer de quelle manière se fait la disparition d'un des dicaryons à la suite d'une anastomose entre deux cellules secondaires binucléées. Lorsque plus de deux cellules sont soudées entre elles, on voit en général tous les dicaryons, sauf un, disparaître de la même façon.

Mitoses. — Etant donné la présence constante du dicaryon et d'une anse à chaque cloison, il était évident *a priori* que les mitoses conjuguées doivent exister chez le *Tricholoma* et se faire exactement comme dans les autres espèces étudiées par nous.

Les quelques stades de mitoses conjuguées que nous avons observées (fig. 24 et 25, pl. 12), nous montrent que tout se passe en effet comme chez le Coprin et l'Armillaire.

III

CULTURES MONOSPERMES

ET

SEXUALITÉ CHEZ LE *COPRINUS FIMETARIUS*

A. — CULTURES MONOSPERMES

Nous avons réalisé quelques cultures monospermes, c'est-à-dire à partir d'une spore unique, en cellules Van Tieghem. Cette opération est délicate ; mais, une fois le semis fait, il est facile d'explorer la totalité de la goutte pendante, nettement délimitée, et de s'assurer qu'elle ne contient qu'une seule spore. La spore du *Coprinus fimetarius* étant très foncée, et relativement grande, est facile à observer.

Sur dix spores que nous avons réussi à isoler, plusieurs ont germé immédiatement, produisant au bout de quelques jours de petits réseaux mycéliens d'abord identiques à ceux des cultures polyspermes effectuées à partir de tout un lot de spores. Quatre thalles se sont bien développés. Nous avons remarqué, au bout de 8 à 15 jours, qu'ils se distinguaient de toutes les cultures témoins par l'absence de filaments secondaires à anses.

Après quelque temps, les petits mycéliums ne se développant plus bien en cellules Van Tieghem furent transportés, à l'aide d'un fil de platine, dans des cultures en tube. Deux d'entre eux, que nous appellerons thalle α et thalle β, ont bien repris et donnèrent lieu à des mycéliums primaires vigoureux, extrêmement développés. Nous en avons fait de nombreuses cultures qui, jusqu'à aujourd'hui (Novembre 1917), c'est-à-dire depuis plus de huit mois, ne présentent toujours pas trace d'anses.

Malheureusement les autres mycéliums n'ont pas survécu au

transfert, et, faute de temps, nous n'avons pu faire de nouveaux semis monospermes, ou, du moins, ceux que nous avons faits n'ont pas germé.

1. MORPHOLOGIE DU THALLE α

Semée en goutte pendante, la spore a germé immédiatement, donnant un tube germinatif et un mycélium ramifié identiques à ceux figurés dans notre planche 1.

Au bout de 15 jours, la goutte nutritive était envahie par une rosette mycélienne, les filaments anastomosés, vers le centre, étaient libres à la périphérie et irrégulièrement ramifiés. Ce mycélium ne produisait que peu ou pas d'oïdies. La croissance en étant arrêtée après quelque temps, le petit réseau mycélien visible à l'œil nu fut transporté, au bout d'un mois, sur substratum solide et mis à l'étuve à 20°. Il produisit, quelques jours après, une houppette de mycélium superficiel ressemblant à celle d'une jeune culture polysperme. Au lieu de recouvrir rapidement tout le substratum, la petite houppette s'affaissa, et, dès ce moment, le mycélium a poussé inclus dans le substratum, qui présentait des cloques, des sillons, des excroissances de formes variées. Ici et là, le mycélium, affleurant à la surface, reformait des houppettes blanches, et, en quelques endroits aussi, de petits grains clairs et brillants formés d'hyphes enchevêtrées.

Au bout d'un certain temps, le mycélium inclus a produit du mycélium superficiel sur toute son étendue, et le substratum s'est recouvert d'un duvet blanc très serré, à filaments extrêmement courts, presque impossible à détacher avec le fil de platine et se distinguant par là du mycélium superficiel secondaire, beaucoup plus floconneux. Tous les reports faits à partir de cette première culture ont tendance à pousser inclus, formant souvent d'énormes cloques dans le substratum qui finissent par se recouvrir de mycélium superficiel, très blanc, très serré, à filaments courts.

Dans certains points des cultures déjà âgées, des hyphes parallèles s'anastomosent (Pl. 8, fig. 1 et 4), formant de petits cordons quelquefois assez longs, s'épanouissant en pinceaux à leur extrémité, et qui ressemblent beaucoup aux cordons primitifs, non encore histologiquement différenciés du mycélium jeune de certains Poly-

pores. Les cultures α mises, les unes dans l'étuve à 20°, les autres à la température de la chambre variant de 10 à 14°, prennent toutes le même aspect, celles de l'étuve poussant plus rapidement que les autres.

En examinant ces cultures au microscope, nous avons trouvé que les filaments superficiels sont rectilignes, assez régulièrement cloisonnés, faits de cellules allongées ; les branches latérales très élancées, en général parallèles aux filaments-parents, sont peu abondantes ; il s'en forme rarement plus d'une par cellule et beaucoup de cellules n'en portent pas.

Les cloisons ne montrent jamais d'anses, et des oïdiophores chargés d'oïdies se forment en certaines parties de la préparation.

Les hyphes incluses, identiques aux premières par les dimensions et la forme, ne produisent pas d'oïdies, et en général les branches latérales ne sont pas parallèles aux filaments-parents. Les petits grains enfin sont composés d'hyphes très serrées, dont beaucoup se désarticulent, et présentent des pseudoïdies extraordinairement hypertrophiées (Pl. 8, fig. 2). Quelques-unes de ces cellules semblent germer.

Nous avons fait, sur lames et lamelles, de nombreuses cultures du mycélium α à tous les stades de son développement ; les hyphes sont élancées et poussent en ligne droite parallèles les unes aux autres. En quelques régions de certaines cultures, apparaissent, près de la surface du liquide, de grands oïdiophores chargés d'oïdies (Pl. 8, fig. 5).

Fixées et colorées, les cultures sur lamelles montrent exactement la même structure et les mêmes conditions nucléaires qu'un mycélium primaire quelconque : les cellules ont un ou plusieurs noyaux indépendants ; les oïdies sont toutes uninucléées (Pl. 8, fig. 5) ; des cloisons à épaississements basophiles se forment à la suite des mitoses. Dans les cellules un peu vides, le protoplasme se réduit à une traînée colorable s'étendant entre le ou les noyaux d'une part, et les épaississements des cloisons d'autre part (Pl. 8, fig. 6).

En résumé, *le thalle α est donc, par son aspect et par ses caractères cytologiques, un mycélium primaire bien caractérisé, à ramifications irrégulières, à cloisons dépourvues d'anses et à cellules ou énergides uninucléées. Il ne s'est jamais formé aucun dicaryon dans le mycélium monosperme α.*

2. MORPHOLOGIE DU THALLE β

Semée en cellule Van Tieghem, la spore a germé aussitôt, produisant une petite rosette mycélienne normale ; les oïdies apparurent dès le quatrième jour, et, devenant de plus en plus abondantes, remplirent toute la culture. Le mycélium portait des oïdiophores jusqu'aux extrémités de toutes ses branches et ne s'accroissait plus. La formation d'oïdies continua pendant trois semaines. Pensant qu'elle pouvait provenir de mauvaises conditions de nutrition et d'aération, nous avons ajouté à plusieurs reprises du liquide nutritif, et nous avons réalisé une meilleure aération de la culture. Mais la production d'oïdies n'a pas diminué, ce qui montre bien que la formation de ces organes n'est pas forcément la conséquence d'une végétation difficile. Transporté sur milieu solide, le mycélium se développa beaucoup, prenant un aspect macroscopique et microscopique différent de ceux de la culture α et des cultures polyspermes.

Aux dépens du jeune mycélium, se forma une tache blanchâtre, et d'un ton mat. Après quelques jours, d'autres taches apparurent, sans continuité avec la première. Le substratum ne se boursoufla pas, mais se recouvrit peu à peu de petites masses blanches qui finirent par confluer, à certains endroits, en un enduit continu, formant ici et là des excroissances, des crêtes gaufrées, de toutes formes.

Six semaines plus tard l'une des cultures présenta des crêtes très saillantes, et, peu de jours après, quelques-unes d'entre elles portaient des lames foliacées dépassant un centimètre de hauteur et ressemblant à des thalles d'algues marines décolorés. Ailleurs apparut un léger duvet de mycélium aérien, très peu dense, et qui disparut bientôt. Un examen microscopique nous a montré que les hyphes, enchevêtrées et ramifiées et en général un peu élargies, poussaient empâtées les unes dans les autres, formant une croûte blanche à la surface du substratum (Pl. 8, fig. 7). Ces hyphes se désarticulent et présentent des cellules hypertrophiées, comme les pseudoïdies de α mentionnées plus haut (Pl. 8, fig. 8).

Les lames foliacées présentent une structure de larges cordons, dont les hyphes parallèles sont latéralement anastomosées les unes avec les autres, le duvet aérien étant constitué de filaments allongés plus ou moins rectilignes.

A partir de la première culture, nous avons fait des reports ; tous ont formé un mycélium incrustant, qui végète sur le substratum pendant des mois, et qui ne produit que rarement du mycélium superficiel aérien : cet aspect, très différent de celui de la plupart des cultures du thalle α, est caractéristique du thalle β.

Cultivé sur lames et lamelles, le mycélium β (Pl. 8, fig. 9 à 12) se distingue du mycélium α par trois caractères : 1° les hyphes, de volume un peu moindre, ont un parcours flexueux ; 2° les rameaux latéraux, beaucoup plus abondants, naissent à angle droit, sont courts, et souvent recourbés (fig. 26 du texte) ; 3° presque toutes les cultures produisent une quantité extraordinaire d'oïdies qui se répandent dans le liquide nutritif. Les oïdiophores, très abondants, se forment dans toute l'étendue de la culture ; en général ils sont plus petits que ceux de α, ils peuvent même être si réduits que les oïdies semblent pousser directement sur les flancs d'une hyphe (Pl. 8, fig. 12).



Fig. 26. — Fragment de mycélium du thalle β. Cultivé sur lame en tube Borrel.

Fixées et colorées, les cultures montrent des hyphes où les cellules uninucléées sont les plus abondantes, entremêlées à des cellules contenant 2 à 5 noyaux. Les cloisons portent des épaississements basophiles ; l'aspect du protoplasme est normal.

En résumé, *le thalle β est, lui aussi, constitué par un mycélium primaire caractéristique, à hyphes irrégulièrement ramifiées, dépourvues d'anses, et formant des oïdies abondantes. Ce mycélium a des cellules ou des énergides uninucléées ; il ne s'est jamais formé de dicaryon dans le mycélium monosperme β.*

On voit donc que, bien que primaires tous les deux, *les thalles α et β diffèrent entre eux par des caractères macroscopiques et microscopiques plus ou moins marqués suivant les cultures.*

3. CULTURE MIXTE DES THALLES α ET β

Nous avons fait plusieurs séries de cultures mixtes de ces mycéliums monospermes, en même temps que nous établissions des cultures témoins de α et β isolés. Dans chaque culture mixte, les mycéliums, semés à une assez grande distance l'un de l'autre et restant distincts assez longtemps, poussent chacun avec ses caractères propres. Au bout de deux à trois semaines, ils se rejoignent, et quelques jours après apparaissent, d'abord à leur frontière, et, plus tard, un peu partout, là où se font de nouvelles poussées, un mycélium superficiel très léger, à longues hyphes.

Or, *examinées au microscope, ces longues hyphes présentent une structure secondaire très caractéristique* (Pl. 8, fig. 13-14) ; à chaque cloison se forme une *anse ;* quelques hyphes sont très grandes, et toutes présentent une ramification régulière, avec une à trois branches latérales naissant près de la cloison distale de chaque cellule. Chaque cellule contient régulièrement *deux noyaux.*

Cette expérience, renouvelée plus de trente fois et qui a toujours réussi, montre donc avec évidence que les mycéliums primaires α et β, lorsqu'ils entrent en contact l'un avec l'autre, produisent toujours du mycélium secondaire.

Dans le territoire du thalle α, les filaments secondaires deviennent de plus en plus nombreux, mélangés tout d'abord aux filaments primaires, lesquels finissent par être complètement recouverts. Le territoire du thalle β reste encore longtemps primaire, mais finit par être envahi, lui aussi, par le mycélium secondaire.

D'autre part, en examinant avec soin des hyphes prélevées à divers endroits des cultures témoins α et β isolées, nous n'avons *jamais trouvé une seule anse,* comme il fallait s'y attendre d'après tout ce que nous avons dit précédemment.

En conséquence, *nous pouvons affirmer que les dicaryons ne se forment jamais dans les cultures monospermes α et β, et toujours dans les cultures mixtes de ces deux mycéliums.*

Dès lors on ne saurait, d'après ce qui précède, émettre d'autre hypothèse que celle-ci : *les dicaryons naissent à la suite d'une plasmogamie entre une cellule provenant du thalle α et une cellule provenant du thalle β.*

Cultures mixtes sur lames.

Pour tâcher de voir ce qui se passe au contact des deux mycéliums, nous avons établi des cultures mixtes (en même temps, cela va de soi, que des cultures témoins) de α et de β, isolées sur lames en tube Borrel.

Nous avons fait douze séries de trois tubes Borrel : un α, un β, un mixte.

En culture mixte, les deux mycéliums poussaient d'abord avec leurs caractères propres. Au bout de 2 à 4 jours, les filaments secondaires apparaissaient.

Deux cas sont à distinguer :

1° le mycélium secondaire apparaît *après que les deux thalles se sont rejoints,* ce qui semble tout naturel, étant donné notre hypothèse ;

2° le mycélium secondaire apparaît sur le thalle α, en plusieurs points de sa périphérie à la fois, *avant la rencontre des hyphes des deux thalles.*

Le premier cas est plus rare que le second et s'observe seulement dans les cultures où β est exceptionnellement pauvre en oïdies. Le deuxième cas, beaucoup plus fréquent, correspond à des cultures où le mycélium β produit une quantité prodigieuse d'oïdies. Par contre, le mycélium α, là comme ailleurs, n'en produit souvent pas du tout, ou seulement en quelques points isolés.

Dans le premier cas, les faits sont faciles à interpréter : α et β restent primaires jusqu'à ce que leurs hyphes se soient rencontrées. Elles s'enchevêtrent et s'anastomosent et, à cet endroit, naissent les premiers filaments secondaires à deux noyaux, vraisemblablement à la suite d'une plasmogamie.

Nous avons maintes fois observé des anastomoses entre filaments α et β ; mais, à la vérité, jamais nous n'avons pu voir d'une façon indubitable la fusion plasmogamique qui serait à l'origine du filament secondaire en voie de formation. Mais cela s'explique par le fait que les hyphes enchevêtrées sont difficiles à observer.

Dans le deuxième cas, de beaucoup le plus fréquent, l'interprétation est moins facile, du moins à première vue. Les hyphes secondaires apparaissent en un point ou en plusieurs points de la

périphérie de α, *avant* que les deux mycéliums se soient rejoints. Que β intervienne dans la formation du mycélium secondaire sur les hyphes de α, cela est évident, puisque les cultures α isolées *restent indéfiniment primaires ;* mais comment cette intervention peut-elle se faire *à distance ?* Ce ne peut être évidemment que par un apport matériel venu de β. Or précisément il se trouve que β produit en grande abondance des éléments qui sont facilement véhiculés, même à grande distance, par le moindre courant du liquide : ce sont les oïdies, qui se détachent des oïdiophores et qui se répandent librement dans toute la culture.

Les oïdies jouent-elles effectivement un rôle dans la transformation des hyphes α ? Cela nous semble s'imposer de par l'expérience précédente. Comment s'expliquer matériellement ce rôle ? 1° les oïdies se répandent avec facilité dans toute la culture ; 2° elles sont capables de contracter des anastomoses avec les filaments mycéliens comme toute autre cellule du thalle.

Dans un cas particulier, il nous a été permis d'observer ce double phénomène. Voici comment : selon la ligne tracée par le niveau du liquide, s'étendait une traînée d'oïdies entre un point de β riche en oïdiophores, et une région de α ne présentant aucun oïdophore. Dans l'espace qui séparait encore α et β, il y avait des oïdies de toutes dimensions, les unes encore petites, de 3 à 8 μ sur 1 μ de large ; d'autres, plus gonflées ; d'autres enfin, énormes et en train de germer (Pl. 6, fig. 5, 5′, 5″, 6). Les petits mycéliums qui en provenaient s'anastomosaient entre eux, formant des réseaux à filaments très onduleux, séparés encore de α et de β. Enfin, sur les hyphes mêmes de α, nous avons reconnu des petites branches à moitié vides, tantôt à la pointe d'un filament principal ou latéral, tantôt sur le flanc d'une cellule quelconque. Ces petites branches nous ont paru être des oïdies de β, auxquelles elles ressemblaient par la forme et la dimension, et qui s'étant fixées sur les hyphes de α, faisaient désormais corps avec elles.

Ayant trouvé en un point une oïdie très gonflée, comme elles le sont toutes avant de germer, et qui envoyait, perpendiculairement à son grand axe, un petit tube anastomotique vers une cellule voisine, d'ailleurs déjà secondaire, dans laquelle elle s'était vidée (Pl. 6, fig. 7), nous pouvons affirmer, conformément à l'avis de Van Tieghem,

et contrairement à celui de Brefeld, que les oïdies sont capables de s'anastomoser avec des cellules mycéliennes, comme d'ailleurs n'importe quelle autre cellule.

En conséquence, *il nous paraît démontré que les oïdies peuvent effectivement jouer un rôle dans la formation du mycélium secondaire.*

Il est rare cependant de voir quoi que ce soit qui rappelle une oïdie, sur la première cellule d'une hyphe en voie de transformation. Est-ce à dire que notre hypothèse soit inexacte, et que le dicaryon ne se soit pas formé à la suite d'une fusion cellulaire? Nous ne le croyons pas. Si les vestiges de l'oïdie fusionnée avec la cellule mycélienne sont difficiles ou même impossibles à voir, le fait s'explique facilement :

A la suite d'une fusion entre cellule mycélienne et oïdie, deux cas peuvent en effet se présenter. Ou bien c'est le noyau de la cellule mycélienne qui émigre dans l'oïdie, et, dans ce cas, celle-ci s'accroissant devient elle-même la branche à cellules binucléées ; une fois le fait accompli, on ne voit plus trace de fusion cellulaire. Ou bien, au contraire, l'oïdie déverse son contenu dans la cellule mycélienne, qui devient dès lors la première cellule secondaire ; dans ce second cas, l'oïdie, plus ou moins vide, doit rester attachée au filament ne se distinguant, lorsqu'elle est fixée par une de ses extrémités, que difficilement d'une petite branche vide quelconque à croissance arrêtée.

Nous voyons donc qu'il est nécessairement difficile, parfois même *impossible*, de reconnaître les oïdies fusionnées avec une cellule mycélienne, après l'apparition du dicaryon.

Néanmoins le rôle des oïdies dans la formation du mycélium secondaire ne nous semble pas douteux, et d'ailleurs trois ordres de faits viennent encore corroborer cette conclusion.

Tout d'abord dans les cultures sur *substratum solide,* le mycélium secondaire se forme *toujours après le mélange* des hyphes α et β. On comprend qu'il en soit nécessairement ainsi, l'absence de liquide ne permettant pas le transport des oïdies.

En outre, dans les cas où β est *pauvre en oïdies,* comme dans certaines cultures mixtes sur lames, l'apparition du mycélium secondaire ne se fait, même en milieu liquide, qu'au contact direct des deux mycéliums.

Enfin, lorsque β est riche en oïdies, les filaments α deviennent secondaires *en de nombreux points de leur périphérie simultanément, avant que les deux mycéliums se soient rejoints*. Ceci s'explique grâce aux nombreuses oïdies produites par β, et transportées au loin par le liquide.

En résumé, de tout ce qui précède, on peut tirer la conclusion suivante : dans les cultures mixtes, *les premiers dicaryons naissent toujours à la suite d'une fusion entre une cellule α et une cellule β*, que celle-ci soit une oïdie ou une cellule mycélienne quelconque.

B. — CULTURES POLYSPERMES

Il est bien évident que dans les cultures polyspermes faites à partir de tout un lot de spores, il y a de nombreux thalles différents qui s'intriquent et les choses doivent se passer de la même façon que dans les cultures mixtes.

Les cultures polyspermes, faciles à réaliser en grand nombre, fournissent un abondant matériel d'études. Les observations qu'elles nous ont permis de faire confirment tout ce que nous venons de dire. Voici quelques-unes de ces observations :

Nous avons vu, dans le chapitre relatif à la transformation du mycélium primaire en mycélium secondaire, page 68, que le lieu de naissance des jeunes branches secondaires est en général difficile à voir, ici comme dans les cultures mixtes, à cause de l'enchevêtrement des hyphes primaires. Dans quelques points de la périphérie des cultures polyspermes, on voit cependant, comme dans les cultures mixtes, des filaments libres qui deviennent secondaires à leurs pointes, ou par l'apparition d'une branche secondaire sur une cellule intercalaire quelconque. Dans ces cas, le premier dicaryon est évidemment né à la suite d'une fusion de l'hyphe en voie de transformation avec une oïdie d'un thalle différent.

Cette fusion, ici comme dans les cultures mixtes, et pour les mêmes raisons, n'est pas facile à voir. Dans la plupart des cas, on ne voit, en effet, en culture polysperme, comme dans la figure 11 du texte, pas trace de cellules fusionnées au lieu d'origine de la branche secondaire. Dans d'autres, au contraire, on peut voir, à la

base de celle-ci, une petite branche vide, qui est probablement l'oïdie anastomosée.

Dans la fig. 3, pl. 4, nous voyons, en *a*, près du filament en voie de transformation, une oïdie qui provient d'un oïdiophore, porté par un autre thalle qui se trouvait près de là. A la base de l'hyphe devenant secondaire, on aperçoit en *b* une petite branche vide qui, par sa forme, ses dimensions et sa position, pourrait bien être l'oïdie fusionnée, dont le noyau s'est associé avec un de ceux de l'article primaire apocytique, pour constituer le premier dicaryon, qui vient de subir sa première mitose conjuguée.

C. — FRUCTIFICATION

Les mycéliums α et β isolés, cultivés même pendant plus de huit mois, *ne fructifient jamais*, ne produisant ni carpophores, ni basides mycéliennes : en un mot, *les mycéliums monospermes restent indéfiniment stériles.*

Au contraire, *les cultures mixtes et les cultures polyspermes sont toujours fertiles,* pourvu que la nutrition soit assurée.

Les thalles α et β, ayant produit du mycélium secondaire dans nos cultures mixtes, nous observons généralement, au bout d'un mois environ, de tout petits carpophores. Mais pour obtenir des fructifications vigoureuses, il est nécessaire de faire des reports sur un milieu frais ; le milieu ancien est, en effet, déjà épuisé par la végétation incluse et incrustante des mycéliums avant l'apparition du mycélium secondaire. Les cultures polyspermes fructifient également dans un délai de quelques semaines.

On voit donc que *la condition nécessaire et suffisante pour qu'une culture fructifie est que son mycélium soit devenu secondaire* (1).

(1) Il nous paraît intéressant de rappeler ici que Brefeld [**17**, p. 55], a cultivé un mycélium d'*Armillaria mucida* et qu'il en a obtenu un mycélium très abondant, ne présentant pas d'anses, et qui est resté indéfiniment stérile.

Dans nos cultures, par contre, le mycélium portait des anses à chaque cloison, et produisait des chapeaux au bout d'un mois à un mois et demi.

Il est évident que les cultures de Brefeld étaient, nous ne savons pour quelle cause, restées primaires, partant stériles.

D. — SEXUALITÉ

1. ORIGINE PSEUDOGAMIQUE DU DICARYON

D'après tout ce que nous venons de voir, le dicaryon naît, chez le Coprin, par une fusion de deux cellules végétatives : c'est donc, d'après la terminologie de Hartmann [**61**], une *pseudogamie*. Chez les autres Autobasidiomycètes qui présenteraient aussi une fusion à l'origine du tronçon binucléé, ce serait encore une pseudogamie, car on ne connaît chez ces Champignons aucun gamète différencié. Chez les Urédinées, au contraire, on a observé, dans quelques espèces du moins, une légère différenciation d'une ou des deux cellules gamètes, par rapport aux cellules végétatives ; mais chez d'autres, selon Blackman [**12**], les cellules qui se fusionnent sont des cellules végétatives non différenciées, et par conséquent ces espèces présentent une pseudogamie comme celle du Coprin.

2. ORIGINE HÉTÉROTHALLIQUE DU DICARYON

On sait que Blakeslee [**13**], dans ses belles recherches sur les Mucorinées, a démontré que certaines d'entre elles sont homothalliques, et d'autres hétérothalliques, ce qui correspond à une monœcie dans le premier cas, à une diœcie dans le second. Nous avons ici quelque chose de comparable.

Le *Coprinus fimetarius,* d'après tout ce que nous savons, est une espèce hétérothallique, puisque, seuls, deux noyaux provenant de mycéliums différents peuvent se comporter l'un vis-à-vis de l'autre comme des noyaux de gamètes pour constituer d'abord un dicaryon et se fusionner dans leur descendance à l'origine de la jeune baside.

Thalle (+) et thalle (—). — Chez les Mucorinées, où les gamètes sont identiques, Blaskeslee ne pouvant pas distinguer des thalles mâles et des thalles femelles, a dû abandonner les expressions « monoïque » et « dioïque » et a adopté les termes « homothallique » et « hétérothallique ». Quant aux deux thalles sexuellement complémentaires, il les dénomme non pas « mâle » et « femelle » mais (+) et (—), comme d'ailleurs les spores respectives dont ils proviennent.

Pour notre Coprin, puisque les thalles sexuellement complémentaires ne portent pas les uns des gamètes mâles, les autres des

gamètes femelles reconnaissables, il convient d'adopter la même terminologie.

Nous dirons donc que le mycélium secondaire et par suite la fructification résultent toujours d'une plasmogamie entre deux cellules, appartenant l'une à un thalle (+) et l'autre à un thalle (—). Dans nos cultures mixtes, il s'est trouvé précisément que nous avions affaire à un thalle (+) et à un thalle (—), issus le premier d'une spore (+), le second d'une spore (—). Dans nos cultures polyspermes, qui toujours se sont montrées fertiles, les semis contenaient évidemment des spores (+) et des spores (—).

Chez le *Mucor mucedo*, le thalle que Blakeslee dénomme (+) est un peu plus vigoureux que le thalle (—) et présente des hyphes un peu plus volumineuses. Il est probable que les différences morphologiques que nous avons constatées entre le mycélium α et le mycélium β sont caractéristiques des formes (+) et des formes (—), c'est-à-dire constituent de véritables caractères sexuels secondaires. Vraisemblablement une étude ultérieure d'un grand nombre de mycéliums monospermes viendrait montrer que tous les thalles sexuellement complémentaires de α ressemblent morphologiquement à β, et vice versa. Mais il est possible cependant que les caractères morphologiques différenciels des mycéliums α et β soient individuels et non sexuels et que les thalles (+) et (—) de notre Coprin comme ceux de quelques Mucors, ne soient pas morphologiquement reconnaissables. Seules des études ultérieures pourront éclairer ce point.

Les deux autres mycéliums monospermes, que nous n'avons réussi à cultiver que pendant 15 jours en cellule Van Tieghem, avaient des hyphes droites, des rameaux allongés et ne produisaient que peu d'oïdies ; ces caractères les rapprochaient du mycélium α. Ne sachant toutefois pas comment ils se seraient comportés sexuellement l'un vis-à-vis de l'autre et vis-à-vis des mycéliums α et β, cette ressemblance, purement extérieure, ne nous permet pas d'affirmer qu'ils étaient du même signe que le mycélium α.

Ces restrictions faites, nous affecterons provisoirement, à l'instar de Blakeslee, du signe (+) le mycélium α comme étant plus vigoureux, et du signe (—) le mycélium β.

3. HÉTÉROTHALLIE ET HOMOTHALLIE CHEZ LES BASIDIOMYCÈTES EN GÉNÉRAL

Aucun basidiomycète hétérothallique n'était connu jusqu'à présent. Il est vrai que les recherches dans ce sens n'ont pas été abondantes.

Dans ses premières recherches sur la sexualité des Basidiomycètes, Van Tieghem, comme nous l'avons dit, avait tout d'abord cru voir une dïocité marquée chez le *Coprinus ephemeroides* et le *Coprinus radiatus ;* en faisant des semis monospermes, il voyait certains mycéliums, les plus nombreux, produire des oïdies (qu'il prenait pour des spermaties), et d'autres porter de grosses cellules à contenu vacuolaire qu'il dénommait carpogones. Il remarquait que, seules, devenaient fertiles les cultures femelles auxquelles on ajoutait des spermaties, les cultures mâles et les cultures femelles isolées restant stériles. Mais Van Tieghem déclara bientôt lui-même que ses observations étaient erronées, les « carpogones » étant des cellules végétatives un peu hypertrophiées et les « spermaties » des conidies très éphémères.

Reste néanmoins un fait encore inexpliqué, nous semble-t-il : pourquoi les cultures monospermes de Van Tieghem maintenues isolées, restaient-elles stériles et ne devenaient-elles fertiles que lorsque des oïdies de l'une étaient transportées dans l'autre? Les espèces de Coprin étudiées par Van Tieghem n'étaient-elles pas par hasard hétérothalliques comme la nôtre? Dans les mêmes conditions, nos cultures α et β se seraient, en effet, comportées exactement de la même façon.

En analysant avec soin le Mémoire de Van Tieghem [**114**, p. 373], on arrive à se convaincre cependant qu'il ne devait pas en être ainsi, pour le *Coprinus ephemeroides* du moins, puisque l'auteur a vu se former du mycélium secondaire à partir d'une spore unique : « La spore fraîche de *Coprinus ephemeroides* germe bientôt et produit un mycélium rameux, cloisonné et anastomosé, non seulement de branche en branche, mais de cellule à cellule le long de chaque branche ». Si ces cultures secondaires se sont montrées stériles, ce doit donc être par suite d'un défaut de nutrition et non parce que l'espèce était hétérothallique.

Dans ses recherches ultérieures [**115**], Van Tieghem obtint des

fruits de *Coprinus plicatilis, C. radiatus, C. filiformis,* « à partir de cultures dans lesquelles ne s'étaient pas formés de bâtonnets et dans des conditions où aucun n'avait pu s'introduire de l'extérieur ». Van Tieghem ne dit pas cependant si ces myccéliums étaient ou non issus de cultures monospermes et c'est cela qui, seul, pourrait nous intéresser en ce moment.

Brefeld (**16**), à peu près à la même époque, a obtenu la formation de fruits à partir de cultures monospermes de divers Basidiomycètes, entre autres 4 Coprins : *Coprinus lagopus, C. stercorarius, C. ephemerus et C. ephemeroides.* Si les cultures de Brefeld étaient vraiment monospermes, comme on doit le supposer, il faut admettre que beaucoup de Basidiomycètes sont homothalliques, et entre autres plusieurs Coprins.

Chez les Urédinées, il est probable que les cellules voisines, qui se fusionnent à la base de la file des écidiospores, appartiennent aux mêmes thalles. Aucune recherche précise n'a été faite cependant jusqu'ici, et il est possible qu'il existe, chez ces Basidiomycètes, comme chez les autres, des cas d'hétérothallie.

Depuis les recherches de Van Tieghem, déclarées erronées par l'auteur lui-même, c'est par le présent travail que, pour la première fois, la notion de dioïcité chez les Basidiomycètes et celle de sexualité des thalles chez les Autobasidiomycètes s'introduit dans la Science. Ces notions provoqueront sans doute de nouvelles recherches, et il est à prévoir qu'elles se montreront fécondes en conséquences de toutes sortes.

IV

RÉSUMÉ ET CONSIDÉRATIONS GÉNÉRALES

A. — PRINCIPAUX RÉSULTATS

Dans le présent travail, nous avons fait l'étude cytologique du mycélium de trois Basidiomycètes, le *Coprinus fimetarius*, l'*Armillaria mucida* et le *Tricholoma nudum*.

Les cellules. — Les Basidiomycètes présentent une structure à la fois cellulaire et apocytique. Chez le *Coprinus fimetarius* et l'*Armillaria mucida*, le *mycélium primaire* issu de la spore est d'abord apocytique : Pl. 1 (fig. 2 à 7), Pl. 3 (fig. 1 et 2), Pl. 4 (fig. 3), Pl. 3 (fig. 11 et 13), Pl. 6 (fig. 8), Fig. 12 du texte (page 74). La structure devient cellulaire au bout de peu de temps : Pl. 2 (fig. 1 et 2), Pl. 3 (fig. 3 et 6), Pl. 4 (fig. 1 et 2), Pl. 6 (fig. 1 et 2). On observe alors, chez le Coprin, une grande proportion de cellules uninucléées, mélangées à des cellules multinucléées. Dans le mycélium à anses, ou *mycélium secondaire*, la structure est toujours cellulaire, chaque cellule contient normalement deux noyaux : Pl. 4 (fig. 5, 6 et 7 ; toutes les figures de la pl. 7, la plupart des figures de la pl. 10 et de la pl. 12). Il peut arriver toutefois que ces cellules binucléées deviennent multinucléées par des divisions nucléaires non suivies de cloisonnement (Pl. 4, fig. 8 ; Pl. 12, fig. 12 et 13), ou bien qu'elles soient ramenées à l'état uninucléé par l'apparition de cloisons aberrantes tardives entre leurs noyaux (page 69) (Pl. 6, fig. 3-6).

Oïdies. — Nous avons observé des oïdies en plus ou moins grande abondance dans le mycélium primaire du *Coprinus fimetarius*. Les oïdies sont de petites cellules en bâtonnets toutes uninucléées, produites par la désarticulation d'hyphes étroites et courtes, portées généralement en assez grand nombre par des rameaux

unicellulaires : les oïdiophores (Pl. 2, fig. 1 et 4), (Pl. 8, fig. 5, 11 et 12.

Si les conditions sont favorables, les oïdies sont capables de germer après s'être énormément accrues (Pl. 2, fig. 5 et 6). Comme toute cellule mycélienne, elles se montrent susceptibles de contracter des anastomoses avec les filaments voisins (page 42) (Pl. 2, fig. 7).

Le cytoplasme. — Dans les cellules jeunes, le cytoplasme a une structure dense et assez homogène ; un peu plus tard, il devient vacuolaire et va en se raréfiant, pour disparaître complètement dans les cellules les plus âgées.

Le protoplasme présente très souvent une structure rubanée vers le centre des cellules, structure qui se forme dans le sillage des noyaux en mouvement (Pl. 4, fig. 2, 3 et 9 ; Pl. 10, fig. 10, 17, 18 et Pl. 12, fig. 19). Le protoplasme renferme souvent des inclusions en grande abondance, gouttelettes de graisse, de glycogène et granulations métachromatiques.

Noyaux au repos. — Les noyaux végétatifs des Basidiomycètes sont extrêmement petits et, par là même, très difficiles à étudier. Ils présentent un aspect très différent suivant l'âge ou plutôt la vitalité de la cellule à laquelle ils appartiennent. Les noyaux des cellules en pleine croissance présentent, en général, la structure suivante : au centre d'une cavité remplie d'un liquide hyalin, ne se colorant par aucun des réactifs employés, un nucléole relativement gros. La membrane nucléaire, très mince, ne se reconnaît qu'à ce fait que le protoplasme environnant est nettement délimité (Pl. 1, fig. 2 à 7), (Pl. 4, fig. 1 et 5), (Pl, 7, fig. 18), (Pl. 10, fig. 1, 3 et 20), (Pl. 12, fig. 29). Dans les cellules un peu plus âgées, les noyaux souvent elliptiques présentent un nucléole plus petit, contenu, en général, dans une vacuole remplie de liquide hyalin, le tout repoussé sur la périphérie du noyau par un semis de chromatine plus ou moins dense qui remplit la cavité nucléaire (Pl. 7, fig. 17, 19, 21), (Pl. 10, fig. 14, 16, 21), (Pl. 12, fig. 19). Dans les cellules plus âgées, le nucléole disparaît, et le noyau devient une tache chromatique de forme irrégulière ; après avoir parfois subi une fragmentation amitotique ces vieux noyaux se déchromatisent et finissent par disparaître (Pl. 6, fig. 1, 2, 6 et 7).

Division nucléaire simple. — Dans le mycélium primaire apocytique ou cellulaire, les noyaux constituent autant d'unités qui se divisent indépendamment les unes des autres. Dans les tout jeunes stades, encore apocytiques, nous avons observé, plusieurs fois, deux gros nucléoles plus ou moins rapprochés, contenus dans une même cavité nucléaire allongée (Pl. 1, fig. 4), (Pl. 3, fig. 2). Ces figures se rapportent, vraisemblablement, à des divisions amitotiques, au cours desquelles le nucléole se divise au sein du noyau, après quoi, la cavité nucléaire s'étrangle pour former deux noyaux. Toutefois les divisions nucléaires dans le mycélium primaire du *Coprinus fimetarius* se font sans doute d'ordinaire comme dans le mycélium uninucléé des Urédinées et comme dans le mycélium primaire des Coprins étudiés par Maire et Nichols, à savoir par une mitose à chromosomes et fuseau plus ou moins nets (pages 44 et 45).

Les seules mitoses simples que nous ayons réussi à observer son celles qui se forment à la naissance et dans le cloisonnement des oïdies ; elles semblent se faire toujours selon un mode simplifié. On reconnaît une ou deux baguettes chromatiques qui s'étirent et se brisent, tandis que la chromatine semble s'écouler vers les pôles (Pl. 8, fig. 5) ; seule la plage filamenteuse qui relie les deux masses chromatiques à l'anaphase peut dans ces divisions se comparer à un fuseau. Dans les oïdies, les noyaux ne reforment que rarement un nucléole ; ils gardent, le plus souvent, une structure de tache granuleuse plus ou moins dense.

Divisions conjuguées. — Dans le mycélium secondaire, les deux noyaux de chaque cellule sont synergiques, formant ensemble un dicaryon, association très intime qui ne se dissout jamais, sauf dans les cellules âgées ou dégénérées (Pl. 4, fig. 4), (Pl. 6, fig. 3 et 6). Les deux éléments de chaque dicaryon se divisent simultanément et de telle façon que, lors de la division cellulaire, chaque nouvelle cellule contient un descendant de chacun des éléments du dicaryon primitif. Les divisions de cette nature ou divisions conjuguées qui avaient été observés jusqu'à présent chez les Urédinées et quelques autres Basidiomycètes, se font par la bipartition parallèle des deux noyaux au centre de la cellule.

Dans les trois espèces d'Hyménomycètes que nous avons étudiées, les divisions se font selon un autre mode, qui présente de grandes

analogies avec celui qui a été décrit dans les cellules terminales d'hyphes ascogènes à « crochets » de certains Discomycètes (fig. 28, 29 et 30 du texte). Voici comment se fait la division (fig. 27 ci-contre). Dans une cellule binucléée, à un moment donné, les deux noyaux se rapprochent du centre de la cellule. Pendant ce temps, un bourgeon en forme de bec recourbé en arrière naît sur le flanc de la cellule (Pl. 7, fig. 1, 2, 3, 12 et 13), (Pl. 12, fig. 1 et 2, 4 et 24), et l'un des noyaux s'y engage (Pl. 7, fig, 4, 5), (Pl. 12, fig. 2, 3, 5 et 25). Puis les deux éléments du dicaryon se divisent simultanément, l'un dans le bourgeon, l'autre dans la cellule (Pl. 7, fig. 6, 11, 4, 15), (Pl. 12, fig. 8 et 9). Vers le centre de chacun des fuseaux, une cloison apparaît, ce qui détermine

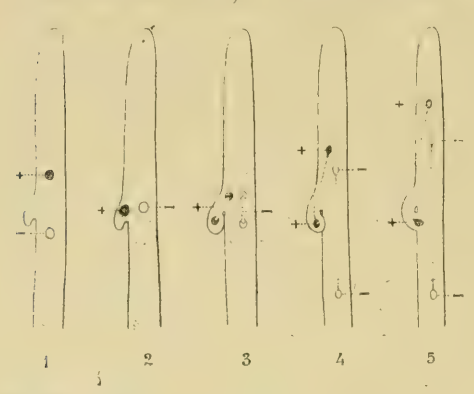


Fig. 27. — Figure schématique représentant la division conjuguée.

1. Le dicaryon se rapproche de la première ébauche de bec.

2. Le noyau (+) pénètre dans le bourgeon, le noyau (—) reste à côté de lui.

3. Division simultanée des deux noyaux.

4. Après la division, première apparition de cloisons, un noyau (+) et un noyau (—) se rendent vers le centre de la cellule distale, un noyau (—) dans la cellule proximale, un noyau (+) est arrêté à l'extrémité du bec recourbé.

5. Le noyau (+) et le noyau (—) du dicaryon-fils inférieur, séparés un instant, se retrouvent, car le bec devenant anse d'anastomose se fusionne avec la cellule proximale et y déverse son noyau.

la formation de trois cellules, une distale, contenant le dicaryon-fils supérieur, une proximale renfermant un des éléments du dicaryon-fils inférieur, enfin la petite cellule du bec, séparée de la cellule distale par une cloison basilaire et contenant l'autre élément du dicaryon inférieur. Les deux noyaux de ce dernier dicaryon, séparés un instant, se retrouvent bientôt, car le bec, devenant anse d'anastomose, se fusionne avec la cellule proximale et y déverse son contenu (Pl. 4, fig. 5 et 6).

Nous voyons, d'après ce qui précède, que l'anse d'anastomose entre cellules conjuguées, organe caractéristique du mycélium secondaire chez beaucoup de Basidiomycètes, est, une fois terminée,

le témoin d'une division conjuguée accomplie, et se trouve forcément placée, primitivement du moins, entre deux cellules binucléées (Pl. 10, fig. 4), (Pl. 4, fig. 6), (Pl. 12, fig. 24 et 27), etc. Nous avons réussi à reconnaître la plupart des phases de la mitose conjuguée et les divers aspects que présentent les noyaux. A la prophase, la chromatine devient dense et abondante, la vacuole périnucléaire diminue rapidement, ainsi que le nucléole qu'elle contient. Dans certains cas, nous avons vu le nucléole très diminué expulsé dans le protoplasme (Pl. 12, fig. 2 et 3), pendant la mitose (Pl. 7, fig. 7 et 15) ; le plus souvent, toutefois, il semble se dissoudre complètement au sein du noyau. Il paraît y avoir un rapport de substance entre le nucléole et le semis chromatique, car, à mesure que le premier diminue, le second se colore plus intensément (Pl. 7, fig. 4 et 5, etc.).

Nous avons observé, dans certaines mitoses du *Coprinus fimetarius*, que les noyaux, arrivés non loin du bec, sont reliés chacun, par un filament cinoplasmique des plus ténus, avec une granulation vers laquelle il semble attiré (Pl. 7, fig. 3, 4 et 13). Un de ces granules pénètre dans le bec, l'autre demeure à côté de lui. Chacun de ces corpuscules est, selon toute vraisemblance, un *centriole* qui, en se divisant, donnera naissance aux centres cinétiques qui marquent les deux pôles du fuseau. Nous n'avons malheureusement pas observé la manière dont se forme le fuseau à la suite de la division du centriole, ni même la division de celui-ci, sauf peut-être dans la fig. 3 de la pl. 7. Nous pouvons dire seulement qu'à un certain moment le fuseau apparaît et la chromatine se dispose à l'équateur sous forme d'une masse où l'on distingue souvent deux chromosomes très rapprochés (Pl. 7, fig. 6). Chaque chromosome se divise et chacune de ses moitiés chemine vers un pôle opposé. A l'anaphase chaque figure mitotique prend l'aspect d'un haltère à extrémités entières (Pl. 7, fig. 9, 10, 11, 14 et 15) ou légèrement fendues (Pl. 7, fig. 7 et 8), suivant que les chromosomes des noyaux-fils en reconstitution sont plus ou moins distincts l'un de l'autre. A la télophase, les fuseaux apparaissent comme des filaments brisés entre les noyaux très chromatiques et très denses (Pl. 7, fig. 10, 11), (Pl. 12, fig. 8, 9 et 10). Les noyaux prennent bientôt une structure de noyaux au repos. Un nucléole apparaît, contenu dans une vacuole hyaline. Le semis chromatique (vraisemblablement un très fin réseau) pâlit à mesure que le nucléole augmente. Le réseau semble être en même

temps de plus en plus repoussé à la périphérie par la vacuole *péri-nucléolaire* qui se dilate. Dans beaucoup de noyaux au repos, la chromatine devient invisible et le noyau donne l'impression d'être composé exclusivement d'un nucléole entouré d'une vacuole.

Les noyaux et la ramification du mycélium (pages 60, 81). — Les noyaux se tiennent toujours éloignés des pointes de croissance et ne pénètrent dans les rameaux latéraux que lorsque ceux-ci ont atteint une certaine longueur (Pl. 12, fig. 28 et 30, etc.). Nous avons observé, dans certains cas, la présence d'une granulation dans la jeune branche en voie de croissance, granulation reliée par un fin filament cinoplasmique avec les noyaux de la cellule-mère (Pl. 12, fig. 18 et 22). Des granules et des filaments de cette nature n'ont été décrits jusqu'ici qu'entre les noyaux de la baside et les spores vers lesquelles ils se rendent. Dans les cellules secondaires les deux noyaux de la cellule-mère pénètrent l'un derrière l'autre dans la jeune branche. Là, ils ne tardent pas à subir une division conjuguée au niveau d'une boucle d'anastomose (Pl. 12, fig. 1) ; après la mitose, un des dicaryons rentre dans la cellule-mère, l'autre reste dans la cellule nouvellement formée (Pl. 12, fig. 27).

Les noyaux en migration (pages 59, 80 et 90). — Au cours de leur déplacement, les noyaux subissent parfois une déformation plus ou moins considérable. Le semis chromatique étant beaucoup plus plastique que le nucléole, ce sont surtout les noyaux très chromatiques qui se déforment beaucoup. La membrane semble pouvoir disparaître et la chromatine des noyaux en mouvement peut alors former une traînée plus ou moins dense et très allongée, suivie ou précédée du nucléole (Pl. 7, fig. 20), (Pl. 10, fig. 5, 6, 8, 9, 22 et 23), (Pl. 12, fig. 17, 18, 22, 27, etc.). Ce dernier est quelquefois complètement rejeté dans le protoplasme pendant les migrations nucléaires (Pl. 12, fig. 16, 17, 18, 28), (Pl. 10, fig. 22). Dans certains cas, les noyaux en migration présentent deux plages chromatiques denses qui correspondent peut-être aux territoires chromatiques des deux chromosomes que l'on reconnaît aux mitoses (Pl. 10, fig. 22 et 23), (Pl. 12, fig. 16, 20, 21).

Les cloisons (page 47). — Il y a deux sortes de cloisons : celles qui se forment dans les cellules jeunes, et celles qui naissent dans

de vieilles cellules pauvres en protoplasme, à la suite d'un épaississement centripète de la membrane cellulaire. Nous avons montré que les cloisons de la première catégorie, pourvues souvent chez le Coprin (Pl. 3, fig. 3 à 8), (Pl. 4, fig. 6) et le Tricholome (Pl. 12, fig. 32) d'épaississements basophiles, se forment toujours, dans les cellules secondaires et probablement aussi dans les cellules primaires, à l'emplacement d'un fuseau mitotique, à la suite d'une division nucléaire. Les cloisons de la seconde catégorie se forment tout à fait indépendamment des noyaux et peuvent être considérées comme aberrantes.

Les anastomoses. — Les cellules du mycélium primaire peuvent s'anastomoser entre elles : de même les cellules du mycélium secondaire peuvent s'anastomoser entre elles ; enfin, on peut observer aussi des anastomoses entre filaments primaires et filaments secondaires.

Lorsque ce sont deux cellules secondaires qui se fusionnent, un des dicaryons ne tarde pas à disparaître par caryolyse (Pl. 12, fig. 23), (fig. 23, 24 et 25 du texte). Lorsque ce sont une cellule primaire et une cellule secondaire qui se fusionnent, c'est tantôt le dicaryon (fig. 8 du texte), tantôt l'énergide uninucléée qui dégénère. Lorsque ce sont deux cellules uninucléées qui se fusionnent deux cas peuvent se présenter : un premier cas, relatif à une fusion purement végétative, et dans lequel l'un des noyaux disparaît (Pl. 6, fig. 2 en haut) ; un second cas, beaucoup plus important à considérer, dans lequel les deux noyaux persistent et donnent naissance au tronçon binucléé, cas sur lequel nous reviendrons plus loin.

Chez le *Coprinus fimetarius,* le dernier cas ne s'observe qu'entre cellules primaires appartenant à des thalles différents.

Le cycle évolutif chez les Basidiomycètes. — Au moment où nous avons entrepris nos recherches, l'existence d'un cycle évolutif, composé de deux tronçons, avait été établi définitivement pour tous les groupes de Basidiomycètes, un de ces tronçons étant à énergides uninucléées, et l'autre à cellules binucléées dont les deux noyaux synergiques *(dicaryon* de Maire) se divisent simultanément et parallèlement *(division conjuguée* des auteurs).

Le passage du tronçon binucléé au tronçon uninucléé se fait, on le savait, par une fusion caryogamique intracellulaire dans la cellule-

mère de spores (baside ou téleutospore), caryogamie suivie toujours d'un stade synapsis et d'une division méiotique. Le passage entre le tronçon uninucléé et le tronçon binucléé n'avait été observé que chez quelques Urédinées, où il se fait dans l'écidie par la fusion deux à deux de cellules uninucléées. Chez les Basidiomycètes proprement dits, la manière dont naissent les premières cellules binucléées et le moment précis où elles se forment n'avaient pas encore été observés.

Il était connu, d'autre part, que chez un grand nombre de Basidiomycètes, le mycélium, issu de la spore, diffère considérablement du mycélium qui se forme ultérieurement. Le premier, ou mycélium *primaire*, ne présente pas d'anses d'anastomose, au niveau des cloisons, entre cellules successives d'un même filament ; ses hyphes présentent une ramification très irrégulière. Le second, ou mycélium *secondaire*, présente au contraire une ramification régulière et une boucle d'anastomose à chaque cloison transversale. Une étude cytologique nous a permis d'établir que le mycélium primaire ne contient que des énergides uninucléées, le mycélium à anses, ou mycélium secondaire, se composant au contraire, chez le *Coprinus fimetarius*, le *Tricholoma nudum* et l'*Armillaria mucida*, de cellules binucléées.

Nous avons montré, en outre, que l'apparition concordante des anses et des dicaryons n'est pas accidentelle, mais qu'il existe un rapport étroit et insoupçonné jusqu'ici entre l'anse et le dicaryon. L'*anse* est, en effet, *un organe préposé à la division conjuguée, et ne se forme par conséquent que sur les flancs de cellules binucléées*. Nous avons montré enfin que les premières cellules binucléées du *Coprinus fimetarius* naissent, comme chez les Urédinées, à la suite de fusions entre des couples de cellules uninucléées (page 103).

Chez le *Coprinus fimetarius*, nous avons mis en évidence une *hétérothallie*, comparable à celle signalée par Blakeslee chez les Mucorinées (page 105). Chez ce Basidiomycète, en effet, des cellules binucléées ne se forment jamais à la suite de plasmogamie entre deux cellules d'un même thalle, mais seulement à la suite d'une fusion entre cellules primaires de thalles différents. Dans les cultures *monospermes* de Coprin, faites à partir d'une seule spore, le mycélium reste indéfiniment primaire et stérile. Dans les cultures *polyspermes*, faites à partir de tout un lot de spores, au contraire, le mycélium devient toujours secondaire et produit des carpophores.

Nous avons réussi à obtenir, à partir de spores différentes, deux cultures monospermes dont les thalles, maintenus isolés, restent toujours primaires et stériles (Pl. 8, fig. 1 et 12), mais qui, mélangés en cultures mixtes, produisent du mycélium secondaire, capable de fructifier (Pl. 8, fig. 13 et 12). Les deux thalles présentent d'ailleurs des caractères morphologiques un peu différents ; selon la nomenclature adoptée par Blakeslee, l'un serait (+), et l'autre (—).

Que se passe-t-il à la rencontre des deux thalles ? On les voit se rapprocher, s'intriquer en un point, et, bientôt après, on voit apparaître les premiers filaments pourvus d'anses et à cellules binucléées. Il s'est fait, en un point de contact des deux mycéliums différents, ou en plusieurs points, une plasmogamie entre une cellule (+) et une cellule (—). Ainsi prennent naissent les dicaryons, et, avec eux, le mycélium secondaire, prélude de la fructification.

Les oïdies, qui naissent en grand nombre sur certains mycéliums primaires et qui, ainsi que nous l'avons vérifié nous-même, manifestent la même tendance à l'anastomose que les autres cellules mycéliennes, peuvent, elles aussi, se fusionner avec une cellule primaire du mycélium de signe différent et donner ainsi naissance à un dicaryon (Pl. 4, fig. 3, en *a*).

En résumé, de ce qui précède, il résulte que, pour que le mycélium du *Coprinus fimetarius* acquière des cellules binucléées et puisse ultérieurement fructifier, *la condition nécessaire et suffisante est que deux thalles primitifs, de signe différent, se trouvent en contact ;* il se fait, entre une cellule du thalle (—) et une cellule du thalle (+), une *plasmogamie* déterminant la production d'un dicaryon : celui-ci est la première cellule d'un tronçon binucléé dont le terme final est la baside.

B. — LES ANSES ANASTOMOTIQUES

PARALLÈLE AVEC LES ASCOMYCÈTES

La découverte d'une division conjuguée à l'aide d'anses d'anastomose présente un double intérêt ; d'abord celui d'expliquer le rôle fonctionnel, resté jusqu'ici mystérieux, de ces organes caractéristiques du mycélium secondaire de la plupart des Basidiomycètes ; puis de mettre en évidence encore une nouvelle analogie entre Basi-

diomycètes et Ascomycètes. Chez ces derniers, en effet, une division conjuguée au niveau de becs recourbés, division tout à fait comparable à celle des Coprins, a été décrite. Dangeard [**27**] découvrit chez *Pustularia vesiculosa* des crochets à l'extrémité des hyphes ascogènes ; il vit la division des deux noyaux dans ces organes, l'un dans le bec du crochet, l'autre dans le pied ; il observa le double cloisonnement et la transformation de la cellule terminale en asque. Claussen [**22**] découvrit plus tard chez le *Pyronema confluens* l'existence d'une anastomose entre le bec et la cellule sous-jacente et comme conséquence la constitution d'une seconde cellule binucléée.

Entre Basidiomycètes et Ascomycètes les ressemblances connues sont multiples. Claussen mit en évidence une analogie frappante entre le cycle évolutif des Urédinées, tel que Blackman le décrit, et celui du *Pyronema confluens*. L'évolution nucléaire du *Coprinus* et vraisemblablement de tous les Hyménomycètes étant très semblable à celle des Urédinées, les mêmes analogies existent entre le cycle évolutif du *Pyronema* et celui de ce Basidiomycète.

Ni Dangeard, ni Claussen, ni aucun auteur n'avait songé toutefois à rapprocher les crochets des Ascomycètes des anses des Basidiomycètes (1). Nous allons faire ce rapprochement et mettrons ainsi en évidence, dans une étude comparée d'une hyphe ascogène de *Pyronema confluens* et d'une hyphe secondaire de Basidiomycète à anses, de nouvelles analogies, qui avaient échappé jusqu'ici, entre les tronçons binucléés de ces deux champignons. Voici comment se présente, d'après Claussen, le cycle évolutif du *Pyronema*.

Sur un mycélium à cellules multinucléées, mais à noyaux indépendants, se développent, d'une part, des organes femelles, des oogones, surmontés chacun d'un trichogyne, et d'autre part, des anthéridies. Ces organes peuvent se former sur un même thalle dans une culture monosperme, ce qui prouve que l'espèce est homothallique. A la suite d'une fusion cellulaire, les noyaux de l'anthéridie, passant à travers la trichogyne, viennent se déverser dans l'oogone. Là, les noyaux mâles et femelles se rapprochent deux à deux pour former autant de dicaryons (les noyaux surnuméraires, ne trouvant pas de partenaires de l'autre sexe, dégénéreraient rapidement). L'oogone fécondée ne tarde pas à germer, formant

(1) Dans toutes langues il existe deux mots distincts pour désigner ces deux organes : *anse* et *crochet ; Schnalle* et *Hacken ; clamp connection* et *hook*.

un certain nombre d'hyphes ascogènes dans lesquelles pénètrent les très nombreux dicaryons. L'hyphe ascogène, qui n'est jamais très longue, est tout d'abord apocytique, mais devient bientôt cellulaire par apparition de cloisons qui la découpent en articles (1). Les cellules les plus rapprochées de l'ascogone contiennent de nombreux dicaryons, les cellules distales, au contraire, n'en contiennent souvent qu'un seul. A un moment donné, les cellules terminales forment des becs, au niveau desquels leurs dicaryons subissent des divisions conjuguées; beaucoup de cellules pénultièmes poussent des branches latérales et dans chacune pénètre un dicaryon qui ne tarde pas à se diviser, lui aussi, au niveau d'un bec. Ainsi se multiplient les dicaryons et sont produites les cellules binucléées.

Nous allons maintenant décrire la formation d'une branche latérale et sa croissance ultérieure en accompagnant notre description de figures empruntées au travail de Claussen (fig. 28 ci-contre).

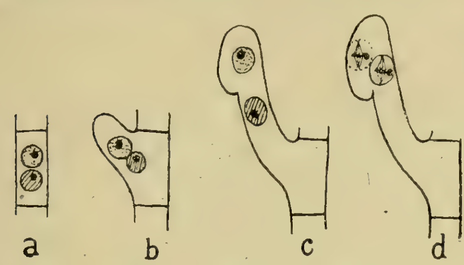


Fig. 28. — Naissance d'une branche latérale, formation d'un crochet et division conjuguée dans une hyphe ascogène de *Pyronema confluens* (figure schématique de Claussen).

Sur une cellule de l'hyphe ascogène *(a)*, naît un rameau latéral toujours à peine plus large que le diamètre des noyaux et qui ne s'allonge jamais beaucoup *(b)*. Un dicaryon s'en rapproche, et, l'un derrière l'autre, les deux éléments s'y introduisent. A ce moment, on observe, dit Claussen, un recourbement de l'extrémité de la branche; cet aspect de recourbement semble être amené, à en juger d'après les figures de l'auteur, par la naissance d'un bourgeon latéral en forme de bec recourbé, tout près de l'extrémité de la cellule *(c)*. Un des noyaux se place dans ce bec, l'autre reste dans le pied de la crosse. Grâce au recourbement du bec, les deux noyaux qui se trouvaient primitivement placés l'un derrière l'autre, finissent par être placés parallèlement, l'un dans le bourgeon, l'autre dans la cellule. A ce moment, les deux noyaux entrent en division

(1) Il est à remarquer que les cloisons qui viennent découper l'hyphe primitivement apocytique semblent se former, comme certaines cloisons du Coprin, indépendamment des divisions nucléaires.

(fig. 28 en *d* et fig. 29), des cloisons se forment entre noyaux-fils (fig. 29 ci-après), ce qui détermine la formation de trois cellules : une cellule terminale, contenant le dicaryon fils supérieur, une cellule pénultième, contenant un des éléments du dicaryon-fils inférieur, enfin la cellule du bec, séparée de la cellule terminale par une cloison basilaire et contenant l'autre élément du dicaryon inférieur. Les deux noyaux de ce dernier dicaryon, séparés un instant, ne tardent pas à se réunir, car le bec, devenant anse d'anastomose, se fusionne avec la cellule sous-jacente, et forme corps avec elle. Pendant ce temps, la cellule terminale ne cesse pas de s'accroître ; elle peut se transformer en asque, ou bien, formant un nouveau crochet, subir encore une division. On voit, en général, se former, immédiatement après la division conjuguée, une branche latérale sur la cellule pénultième, et, chose intéressante, la position de cette branche est, par rapport au « crochet », ce qu'elle serait dans une cellule secondaire de Basidiomycète par rapport à l'anse d'anastomose. En effet, chez le *Pyronema*, comme chez les champignons que nous avons étudiés, la branche latérale naît à côté de l'anse (nous pouvons appeler ainsi le crochet qui lui est vraiment identique), en face d'elle, ou bien sur l'anse elle-même (fig. 29 ci-après). Ce dernier cas est le plus fréquent chez le *Pyronema* comme chez certains Basidiomycètes, le *Lenzites abietina*, par exemple. Lorsque la branche latérale se forme à côté ou en face de l'anse, le noyau du bec pénètre dans la cellule sous-jacente, et s'étant rapprochée du noyau de celle-ci, pénètre avec lui dans la nouvelle branche où le dicaryon ne tarde pas à subir une division conjuguée identique à la précédente. Lorsque, au contraire, la branche naît sur l'anse elle-même, le noyau du bec se rend directement dans l'ébauche de branche en voie de croissance, et le noyau de la cellule sous-jacente, passant dans le bec, ne tarde pas à l'y rejoindre.

Chez le *Pyronema confluens*, les cellules mycéliennes s'allongent très peu avant de subir une nouvelle division, les entrenœuds sont par conséquent extrêmement courts, les anses très rapprochées les unes des autres. En outre, les becs d'anastomose, au lieu de se former à une certaine distance de l'extrémité de la cellule, comme chez tous les Basidiomycètes, se forment tout à fait à la pointe des hyphes. A cause de ces deux particularités, l'aspect d'une hyphe ascogène de *Pyronema confluens* diffère beaucoup au premier abord

de celui d'une hyphe secondaire d'un Basidiomycète, malgré le parallélisme absolu qui existe entre le mode de croissance et la ramification de ces deux objets.

Le tronçon binucléé des Basidiomycètes est, nous le savons, extrêmement développé. Celui des Ascomycètes, en général, et du Pyronème en particulier est, au contraire, très réduit : après s'être un peu ramifié, et avoir formé quelques anses, on voit toutes les cellules terminales des branches principales ou latérales se transformer les unes après les autres en cellules-mères de spores. Dans celles-ci, les deux éléments du dicaryon se fusionnent, la cellule s'accroît beaucoup, et le noyau de fusion se divise pour former les noyaux des spores. Chez le Pyronème, comme chez les Basidiomycètes, un stade synapsis a été mis en évidence à la prophase de la première cinèse du noyau de fusion.

Pour compléter le parallèle entre le Pyronème et les Basidiomycètes à anses, il nous reste à examiner si, chez ces derniers, l'on trouve le même mode de division conjuguée jusqu'à la base des cellules-mères de spores, c'est-à-dire des basides. Nous n'avons pas fait de recherches personnelles à ce sujet, mais nous possédons quelques renseignements tirés des descriptions et des figures de différents auteurs. Falck [**40**] a mis en évidence dans les fructifications hypochnoïdes encore jeunes de *Lenzites abietina*, une anse à chaque cloison des hyphes jusqu'à la base des basides. Les hyphes fertiles se distinguent de celles qui ne le sont pas par un cloisonnement et une ramification plus précoces, de sorte que les entrenœuds sont plus courts et que les branches latérales de cellules successives sont toutes à peu près de même longueur. Dans ce cas le parallèle entre Ascomycètes et Basidiomycètes continue. La ressemblance entre une hyphe basidogène de *Lenzites* et une hyphe ascogène de *Pyronema* est extraordinaire. Les schémas ci-contre, (fig. 29 et fig. 30 ci-après) dessinés, l'un d'après Claussen, et l'autre d'après une figure de Falck, le montrent clairement.

Dans les fructifications mycéliennes de l'*Hypochnus*, des anses semblent se retrouver également dans tout le mycélium fertile. Dans les figures de Harper [**56**, pl. 1], il est vrai qu'on n'observe pas de boucle à chaque cloison, mais cela provient vraisemblablement de ce que ces dessins ont été faits d'après des coupes et non des disso-

ciations, et de ce que, par conséquent, bon nombre d'anses se sont trouvées en dehors du plan du rasoir.

Quant aux hyphes fertiles des carpophores, elles sont plus difficiles à examiner, mais, en dissociant un hyménium très jeune de *Merulius*, Falck [**41**, p. 16] a toutefois réussi à mettre en évidence des hyphes fertiles ressemblant beaucoup à celles des fructifications mycéliennes de *Lenzites* avec une anse à chaque cloison. Dans les carpophores plus âgés, il est difficile ou même impossible de reconnaître les anses qui finissent par être totalement résorbées. C'est probablement pour cette raison que Fayod [**39**, p. 191] n'a observé que des boucles rares et très déformées dans les carpophores de certains Basidiomycètes dont le mycélium est cependant pourvu de boucles à chaque cloison.

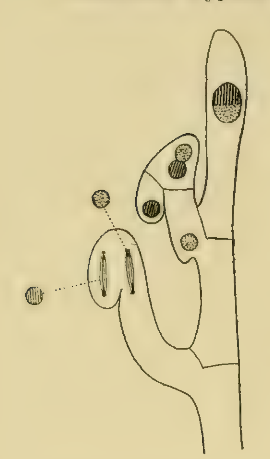


Fig. 29. — Extrémité d'une hyphe ascogène de *Pyronema confluens* montrant un jeune asque muni d'un noyau de fusion, un premier rameau latéral né sur une boucle d'anastomose et portant un crochet dans lequel s'effectue une division conjuguée, enfin un second rameau latéral né, lui aussi, sur une anse d'anastomose et divisée en 3 cellules, soit une cellule terminale contenant le dicaryon-fils supérieur, une cellule pénultième contenant un élément du dicaryon-fils inférieur et la cellule du bec contenant l'autre élément de ce même dicaryon (fig. schématique d'après Claussen).

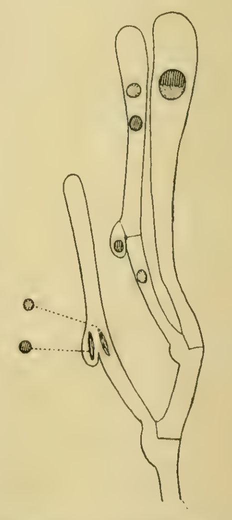


Fig. 30. — Hyphe basidiogène de *Lenzites abietina* terminée par une baside jeune et portant deux branches latérales nées sur des anses d'anastomose. La baside contient un noyau de fusion.

La première branche latérale porte un bec au niveau duquel s'effectue une division conjuguée. La seconde branche latérale est divisée en 3 cellules, soit une cellule terminale contenant le dicaryon-fils supérieur, une cellule pénultième contenant un élément du dicaryon-fils inférieur et la cellule du bec contenant l'autre élément de ce même dicaryon (fig. hypothétique inspirée de Falck).

Il résulte de ces observations que dans les fructifications hypochnoïdes et les carpophores naissant sur des myréliums à anses, les divisions conjuguées continuent, en général, de se former à l'aide de

boucles d'anastomoses jusqu'à la base des cellules-mères de spores, mais que, souvent, ces anses se résorbent et disparaissent dans les carpophores déjà bien développés. Dans une coupe d'une lamelle jeune, à cellules régulièrement binucléées de Coprin, Harper [**56**, fig. 2) ne figure aucune anse. Il est bien possible qu'à ce stade, les boucles aient déjà été résorbées ; il est cependant possible aussi qu'elles ne se soient jamais formées à cet endroit et que, dans les tissus de certains carpophores, des divisions conjuguées du type Urédinée succèdent à des divisions conjuguées à anses. Des faits analogues ont été observés chez plusieurs champignons. C'est ainsi que, parmi les Ascomycètes, Maire [**77**] a observé, à titre d'exception, chez le *Pustularia vesiculosa*, une file de cellules binucléées qui s'était produite par une série de divisions conjuguées du type Urédinée, à partir de la cellule de la base d'un crochet ascogène. Claussen a observé le même fait chez le Pyronème, ainsi que 4 à 5 figures de divisions conjuguées sans anse dans les hyphes ascogènes avant l'apparition des premiers crochets. Parmi les Basidiomycètes, d'autre part, il semble évident, à en juger d'après une figure de Maire [**74**, Pl. III, fig. 24-26), que chez la Fistuline, les conidies binucléées séparées les unes des autres par des cloisons sans anses se forment à la suite de divisions conjuguées du type Urédinée, tandis que la plupart des divisions se font selon l'autre mode, les hyphes de ce champignon étant munies de boucles à chaque cloison.

L'étude d'une division conjuguée d'une hyphe secondaire d'*Armillaria mucida* (Pl. 12, fig. 6) nous a montré comment la division conjuguée du type Urédinée pouvait dériver de l'autre division par diminution ou avortement complet de l'anse, il n'y a dès lors rien d'étonnant à ce que ces deux modes puissent se succéder dans les hyphes d'un même champignon.

C. — L'ALTERNANCE DE GÉNÉRATION ET LA SEXUALITÉ DES BASIDIOMYCÈTES

Certaines observations faites au cours de nos recherches sur le développement du *Coprinus fimetarius* et, d'autre part, la cytologie du mycélium de deux autres Hyménomycètes, nous paraissent

apporter un nouvel appui à la théorie de la sexualité des Basidiomycètes telle que Maire l'a formulée pour la première fois et telle que Blackman, Christman et tant d'autres l'admettent à l'heure actuelle. Suivant cette interprétation, la mise en présence des deux éléments du premier dicaryon serait l'acte sexuel proprement dit, la fusion caryogamique dans la cellule-mère de spore n'étant que le début de la méiose.

Le tronçon à cellules uninucléées constituerait le gamétophyte, le tronçon à cellules binucléées le sporophyte.

Cette conception pouvait sembler hardie lorsque Maire la formula pour la première fois. A ce moment, en effet, l'auteur admettait que le premier dicaryon naissait par la division d'un noyau quelconque du tronçon uninucléé, phénomène difficilement comparable à la fécondation. Aujourd'hui, au contraire, l'hypothèse de Maire est devenue extrêmement séduisante depuis que Blackman, Christman, et d'autres ont observé, chez les Urédinées, une fusion cellulaire à la naissance du tronçon à cellules binucléées.

Nous avons montré plus haut qu'une plasmogamie existe également à l'origine du tronçon binucléé chez le *Coprinus fimetarius*. Le cycle évolutif de ce champignon est donc vraisemblablement, comme celui des autres Basidiomycètes, tout à fait analogue à celui des Urédinées. L'homologie entre la fusion cellulaire à l'origine du tronçon binucléé, et une fécondation, contestée encore par quelques auteurs, est fortement appuyée par certaines de nos observations, dont voici les plus importantes. En étudiant les nombreuses fusions plasmatiques qui se forment entre filaments primaires et secondaires, dans tous les mycéliums, nous avons remarqué que les fusions végétatives sont toutes bien différentes de celle qu'on observe à l'origine du tronçon binucleé ou dicaryophyte. Cette dernière se fait entre deux cellules qui présentent, comme toutes cellules sexuelles de signe différent, un équilibre tel, vis-à-vis l'une de l'autre, que les deux éléments, tout en se fusionnant et en se pénétrant, continuent à persister et à se multiplier ainsi réunis sans que la substance de l'une soit jamais digérée par l'autre. Dans les fusions végétatives, au contraire, l'une des deux énergides fusionnées, que celle-ci soit primaire (uninucléée) ou secondaire (binucléée) dégénère comme si elle était digérée par l'autre.

Le fait que chez le *Coprinus fimetarius*, seules deux cellules de

thalles différents peuvent donner naissance à une cellule à noyaux conjugués, prouve bien que cet équilibre, qui permet à deux cellules de former, par leur fusion, une nouvelle unité, n'est pas dû au hasard de l'état trophique local, mais bien à une différenciation fondamentale, qui n'a pas d'autre analogue que la différenciation sexuelle.

Plus qu'aucune autre observation, faite jusqu'à présent, l'existence même de l'*hétérothallie* chez le *Coprinus fimetarius* nous semble démontrer la nature sexuelle de la fusion cellulaire à l'origine du tronçon binucléé. L'hétérothallie n'est, en effet, pas concevable en dehors de la notion de sexualité.

Si, comme il nous paraît, la nature sexuelle de la fusion cellulaire à l'origine du dicaryophyte doit être admise aujourd'hui, voyons en quoi cette fusion diffère d'une fécondation ordinaire et en quoi le tronçon binucléé diffère d'un sporophyte typique, de mousse ou de fougère, par exemple.

Absence de gamètes. — La première particularité qui nous frappe dans cette fécondation est l'absence de gamètes différenciés. En effet, tandis que chez la plupart des végétaux, le gamétophyte porte des cellules sexuelles, préposées uniquement à la formation de zygotes, chez certaines Urédinées, chez le *Coprinus fimetarius*, et probablement chez tous les Autobasidiomycètes, le gamétophyte, très développé, ne présente pas de gamètes différenciés. Ce sont des cellules végétatives quelconques, parmi celles qui président à l'accroissement et à la nutrition du tronçon haploïde, qui jouent le rôle de gamètes. On peut se demander si cette absence de gamètes est un caractère primitif chez les Basidiomycètes ou bien, au contraire, s'il est un caractère secondaire, comme il l'est chez certaines Fougères (1). Chez celles-ci les cellules sexuelles ayant cessé de se développer, une fécondation entre cellules végétatives ou *pseudogamie* (2) est venue suppléer à la sexualité disparue.

On est amené à croire qu'il doit en être de même chez les Basidiomycètes, lorsque l'on considère que presque tous les autres

(1) Une reproduction pseudogamique a été observée entre autres chez *Lastrea pseudomonas* var. *polydactyla* Wills par Farmer et Digby (1907) [42]. Dans cette espèce, le sporophyte se produit à partir d'une cellule végétative du prothalle dans laquelle pénètre le noyau d'une autre cellule végétative voisine.

(2) Winkler (1908) [125] emploie le terme *Pseudomixis ;* Farmer et Digby (1907) [42] le terme *Pseudopagamie ;* Hartmann (1909) [61] et d'après lui Guilliermond (1912) [50] le terme *Pseudogamie*.

Champignons ont des gamètes ou au moins des gamétanges bien différenciés et que même parmi les Basidiomycètes certaines Urédinées présentent des cellules sexuelles différenciées. Chez les Ascomycètes et tout particulièrement chez le *Pyronema confluens*, dont le cycle évolutif ressemble tant à celui d'un Basidiomycète, les organes sexuels sont aussi hautement différenciés que ceux de certaines Floridées.

Retard de la Caryogamie. — Une autre particularité de la fécondation du *Coprinus fimetarius*, commune à tous les Basidiomycètes étudiés jusqu'à présent, ainsi que, d'après Claussen, au *Pyronema confluens*, est l'absence de caryogamie dans le zygote, et, comme conséquence, une indépendance morphologique persistante des noyaux des gamètes ou pronucléi et de leurs descendants dans toutes les cellules du sporophyte.

Cette particularité aurait suffi, sans aucun doute, il y a un certain nombre d'années, pour refuser toute signification sexuelle à la fusion cellulaire qui est l'origine du dicaryon. L'autonomie des noyaux, paternel et maternel, après la fusion sexuelle, n'est en effet pas compatible avec la notion de fécondation telle qu'elle existait alors : fusion d'une cellule-mâle et d'une cellule-femelle, protoplasme à protoplasme et noyau à noyau, pour former une cellule à noyau unique, ayant même structure que les éléments copulateurs. Aujourd'hui, tout au contraire, à la suite de nombreuses recherches cytologiques, la persistance autonome des noyaux paternel et maternel après la fécondation n'est plus un fait incompatible avec les notions admises par le plus grand nombre des biologistes.

Des observations, de plus en plus nombreuses, semblent en effet démontrer qu'à la suite de la plupart des fécondations, chez les plantes comme chez les animaux, les substances nucléaires, paternelle et maternelle, ne se fusionnent pas complètement dans le zygote, mais persistent, plus ou moins autonomes, l'une à côté de l'autre. Les observations les plus importantes qui ont amené cette conception sont les suivantes : van Beneden découvre, chez l'*Ascaris*, en 1883 [**7**], que le noyau de l'œuf n'est en réalité pas identique à celui de chacun des gamètes, mais contient un nombre double ($2n$) de chromosomes. Il observe que le nombre $2n$ se retrouve dans tous les noyaux de cellules de la lignée germinale y compris

les cellules-mères de gamètes avant que celles-ci aient subi la *réduction chromatique,* réduction qui ramène le nombre de chromosomes à *n* et qui se produit, pour l'ovule, lors de l'émission des globules polaires et pour les spermatozoïdes [**8**] pendant les deux dernières divisions de maturation. Depuis lors, l'existence de *n* chromosomes dans les noyaux des gamètes, et de 2*n* chromosomes dans le noyau de l'œuf, a été retrouvée dans tous les groupes. La réduction chromatique, phénomène aussi général et aussi important que la fécondation, a été observée dans tous les cycles évolutifs bien étudiés, autant chez les plantes que chez les animaux. V. Beneden présume, à la suite de sa remarquable découverte, que le nombre double de chromosomes dans les noyaux de l'œuf fécondé et des cellules qui résultent de sa division, proviendrait de la persistance autonome des chromosomes paternels et maternels et de leurs descendants. Rabl (1885) [**96**] fut le premier qui, ayant cru observer la persistance des chromosomes dans le réticulum du noyau au repos, formula l'hypothèse de l'individualité des chromosomes. Boveri [**14**], se fondant sur ses propres observations et sur celles de van Beneden, fut un ardent champion de l'hypothèse de Rabl (1).

D'après cette théorie, admise aujourd'hui par beaucoup de Botanistes et de Zoologistes, les chromosomes seraient des unités réelles provenant toujours de la bipartition d'un chromosome parent. Ce qui signifie que les bâtonnets chromatiques, quoique en général indistincts dans les noyaux au repos, persistent d'une mitose à l'autre, et que, par conséquent, les chromosomes qui apparaissent à la prophase d'une mitose sont les mêmes que l'on pouvait observer à la télophase de la mitose précédente.

Si on admet cette théorie, le nombre double de chromosomes dans le noyau du zygote et du tronçon diploïde s'explique tout naturellement, par la persistance, au sein d'un même noyau, de *n* chromosomes paternels et de *n* chromosomes maternels distincts. La réduction chromatique peut s'expliquer par la fusion intime, en un seul chromosome, des bâtonnets deux à deux, ou bien encore par la séparation, à la cinèse méiotique, de deux groupes de *n* chromosomes somatiques entiers. D'après les recherches les plus complètes à cet égard (2), il semble que les deux phénomènes entrent en jeu,

(1) Voir WILSON [**123**, p. 215].
(2) Voir V. GRÉGOIRE (1905) [**51**] et (1910) [**52**].

il y aurait toujours accolement des chromosomes somatiques deux par deux à la prophase de la première cinèse méiotique, puis, dès la métaphase, séparation des deux moitiés de ces chromosomes bivalents, moitiés qui se rendent dans deux noyaux différents à n chromosomes chacun. Il paraît en outre vraisemblable que les chromosomes bivalents sont toujours formés d'un élément paternel et d'un élément maternel accolés.

Parmi les observations qui militent le plus fortement en faveur de l'individualité autonome des chromosomes, rappelons celles qui se rapportent à certains noyaux présentant typiquement un chromosome de forme et de dimension particulières, l'hétérochromosome, que l'on retrouve avec son caractère propre au cours de mitoses successives : de Sinéty (1901) [**108**], Mac Clung (1902) [**79**], Sutton (1902) [**109**], Montgomery (1905) [**85**], et (1906) [**86**], Wilson [**124**], etc.

Rappelons aussi les observations se rapportant à l'étude cytologique d'embryons hybrides obtenus à partir d'espèces à chromosomes différents. Dans les noyaux de ces embryons, il est possible de distinguer, au cours des mitoses successives, les bâtonnets chromatiques d'origine maternelle distincts des bâtonnets d'origine paternelle : Herla (1093) [**62**], Rosenberg (1903) [**100**], Moenkhaus (1904) [**83**].

La persistance autonome des éléments paternel et maternel dans les noyaux diploïdes étant admise pour les animaux et les végétaux, la fécondation des Basidiomycètes, telle que nous l'avons observée, ne paraît plus essentiellement différente de la fécondation ordinaire, et ceci d'autant plus qu'il existe certains êtres dont les noyaux à $2n$ chromosomes sont en quelque sorte intermédiaires entre le dicaryon de ces champignons et les noyaux diploïdes ordinaires.

Les recherches de Rückert (1895 [**101**] et de Haecker (1895) [**53**] ont montré en effet que chez certains Copépodes, non seulement les noyaux paternel et maternel ne se fusionnent pas dans l'œuf, et donnent naissance à deux groupes de chromosomes qui se divisent côte à côte, mais encore que les descendants des deux pronucléi restent distincts dans les tissus de l'embryon jusqu'à la formation des feuillets et d'après Haecker (1907) [**54**] peut-être même jusqu'à la maturation des cellules sexuelles. Au repos, les deux noyaux sont étroitement accolés l'un à l'autre, ou bien partiellement fusion-

nés, formant un noyau profondément bilobé. A la mitose, on voit apparaître deux spirèmes et deux asters, puis un double diaster et deux groupes distincts de chromosomes.

Depuis les travaux de Haecker et Rückert des faits analogues ont été observés, moins nettement toutefois, chez d'autres animaux et parmi les plantes, chez le *Pinus*, par Blackman (1898) [**10**], par Ferguson (1904 [**43**], et chez un *Lilium* par Ch. Allen (1905) [**1**].

Dangeard, qui, comme nous l'avons vu plus haut, dans l'historique qui figure au début de ce travail, interprète différemment le cycle évolutif des Basidiomycètes, proteste contre ce rapprochement entre les noyaux doubles de Copépodes et le dicaryon, et d'une façon générale, contre l'homologie que font Maire et Blackman entre le dicaryon et le noyau diploïde : « Nous avons toujours pensé, dit-il, que les mitoses conjuguées des Urédinées n'ont aucun rapport avec les noyaux doubles provenant de l'œuf dans les sporophytes ou les sporozoaires. Les premiers ont toujours une indépendance, une individualité propre que ceux-ci sont loin de posséder » [**32,** p. 120]. Cette observation est parfaitement juste, les éléments d'un dicaryon présentent, en effet, une indépendance incomparablement plus grande que celle des éléments maternels et paternels réunis dans un noyau diploïde, même dans un noyau de Copépode. Certaines de nos observations ne laissent pas de mettre nettement en évidence cette relative indépendance. Ainsi, dans la division conjuguée telle que nous l'avons décrite, les deux éléments d'un dicaryon sont à un moment séparés dans deux cellules différentes. En outre, dans certains cas anormaux, nous avons observé une division indépendante des deux éléments d'un même dicaryon. Tout en reconnaissant la justesse de la remarque de Dangeard, nous ne considérons pas qu'il faille pour cela abandonner l'homologie entre le dicaryon et le noyau diploïde et par conséquent celle entre la plasmogamie à l'origine du dicaryophyte et la fécondation. Les deux éléments d'un dicaryon ne sont pas, cela est évident, aussi intimement liés que les deux parties d'un noyau de sporophyte, la division conjuguée diffère notablement, ce n'est pas douteux, de la division d'un noyau diploïde, mais en comparant le cycle évolutif d'un Basidiomycète avec celui d'un Métaphyte, nous sommes bien plus frappés par les analogies profondes qui existent entre le dicaryophyte

et le sporophyte d'une part et entre le gamétophyte et le monocaryophyte de l'autre que par ces différences. En comparant un noyau diploïde et sa mitose avec le dicaryon et la division conjuguée, il nous semble voir deux moyens un peu différents, et probablement dérivés l'un de l'autre, qui aboutissent au même résultat, à savoir la division de *n* chromosomes maternels et de *n* chromosomes paternels, de telle sorte que chaque cellule-fille contienne, elle aussi, tout le jeu de chromosomes des deux parents. Que les deux lots de *n* chromosomes plus ou moins confondus se divisent à l'aide d'un fuseau unique comme dans le sporophyte d'une Mousse, ou à l'aide de deux fuseaux parallèles comme c'est le cas chez les Basidiomycètes, que ces fuseaux se disposent côte à côte, à l'aide d'un bec comme chez le Coprin ou autrement, cela nous paraît secondaire.

De tout ce qui précède, il résulte que la sexualité et le cycle évolutif des Basidiomycètes ne sauraient paraître aberrants aux biologistes, qui admettent, d'une part, la persistance autonome de la substance nucléaire, maternelle et paternelle dans les noyaux diploïdes, et, d'autre part, le rapprochement de ces substances à la prophase de la première cinèse méiotique pour former des chromosomes bivalents. Pour ces biologistes, au contraire, le cycle évolutif des Basidiomycètes, comme celui du *Pyronema confluens*, apparaît comme un cas typique et explicite des phénomènes présentés sous une forme condensée et infiniment moins nette chez la presque totalité des êtres vivants.

Paris, Octobre 1917.

APPENDICE

L'impression du présent travail était déjà achevée lorsque nous avons eu connaissance de recherches faites sur le même sujet et qui nous obligent à ajouter cet appendice.

La Bibliothèque de l'Ecole Normale supérieure ainsi que la grande Bibliothèque de l'Université de Paris n'ayant reçu, depuis le début de la guerre, aucune revue scientifique allemande, ni même le « Botanischer Centralblatt », organe de l'Association internationale des Botanistes, édité à Iena, nous avons complètement ignoré les travaux parus en Allemagne depuis août 1914. Nous étions du reste convaincue qu'il était interdit de se procurer les publications allemandes par l'intermédiaire des pays neutres, ce fait pouvant être considéré comme acte de commerce avec l'ennemi.

Une circulaire, reçue au laboratoire en Novembre 1917, et nous annonçant la fondation d'une organisation officielle pour l'envoi de publications allemandes dans les laboratoires des pays alliés, vint encore confirmer notre conviction de ce que, jusque-là, l'acquisition de publications ennemies avait été interdite. Sur ces entrefaites, nous eûmes connaissance, grâce à l'obligeance de M. Pavillard, professeur à l'Université de Montpellier, d'un article publié par Hans Kniep en 1917, dans le *Zeitschrift für Botanik*. L'article en question se rapporte à l'étude des anses et à celle de l'origine des dicaryons chez les Hyménomycètes. La lecture de cet ouvrage nous fit connaître deux articles antérieurs du même auteur, parus dans la même revue en 1915 et 1916.

En 1915 (1) après avoir étudié deux formes d'Hyménomycètes : *Corticium serum* (Pers.) et *Corticium varians* (nov. spec.) l'auteur reconnaissant ses erreurs de 1913 [**69**] établit le rôle véritable des anses et figure des divisions conjuguées analogues à celles que nous avons étudiées. Ayant reconnu le rôle des anses, Kniep fait le rapprochement entre ces dernières et les « crochets » des Ascomycètes.

(1) Beiträge z. Kenntnis d. Hymenomyceten III (*Zeitschr. f. Bot.*, T. VII).

Dans le travail de 1915 et dans le suivant (1) l'auteur met en évidence, comme Falck [**40**] et [**41**] l'avait du reste déjà fait avant lui (ce que Kniep semble ignorer), l'existence d'anses d'anastomose dans le tissu basidiogène de plusieurs Hyménomycètes, jusqu'à la naissance des basides. Comme nous l'avons fait nous-même, Kniep fait remarquer l'analogie qui existe dans ces cas entre la formation de la baside et celle de l'asque du *Pyronema* et autres Discomycètes. Chez d'autres espèces d'Hyménomycètes, Kniep reconnaît que la division conjuguée sans anse (type Urédinée) peut succéder à la division conjuguée à anse ; c'est ainsi que, dans certaines espèces d'Hyménomycètes dont le mycélium présente des anses, le tissu basidiogène en est complètement dépourvu. Dans notre travail, alors que nous ne connaissions pas les recherches de Kniep, nous avons admis l'existence probable de ce fait.

Dans son dernier article enfin, Kniep (2) se propose de rechercher l'origine de l'état binucléé du mycélium adulte, question qu'il n'avait fait qu'effleurer dans ses articles précédents.

C'est en étudiant *Collybia conigera* et *Corticium varians* que l'auteur a tâché d'élucider cette question délicate. Chez ces Hyménomycètes, comme chez les espèces étudiées par Maire, Nichols et par nous-même, le mycélium binucléé ne naît pas directement de la spore, comme chez l'*Hypochnus terrestris* [**69**], mais au contraire à partir de cellules intercalaires ou terminales d'un mycélium plus ou moins développé à cellules uninucléées.

En suivant le cycle évolutif complet des espèces ci-dessus mentionnées, Kniep s'assure de ce qu'elles ne présentent pas d'organes sexuels différenciés ; l'auteur en conclut que, s'il existe à l'origine du tronçon à cellules binucléées un phénomène sexuel, la sexualité doit en être très peu marquée.

Une fois devenue secondaire (au sens que nous avons donné à ce mot), une hyphe de *Collybia conigera* ou de *Corticum varians* s'accroît à la suite de divisions conjuguées au niveau d'anses et présente dès lors des cellules toutes régulièrement binucléées. On n'observe jamais, dans ces deux espèces, le retour des jeunes hyphes secondaires à l'état uninucléé, retour provoqué par des divisions non conjuguées des noyaux et par l'apparition de cloisons tardives dépourvues d'anses. Ce phénomène de retour, nous l'avons observé chez le *Coprinus fimetarius ;* c'est lui qui dans l'étude de divers

(1) Beiträge z. Kenntnis d. Hymenomyceten IV *(Zeitschr. f. Bot.,* T. VIII).
(2) Beiträge z. Kenntnis d. Hymenomyceten V *(Zeitschr. f. Bot.,* T. IX).

Coprins, avait naguère tant dérouté Maire [**74**], Nichols [**89**] et Kniep lui-même [**69**].

Kniep affirme que, dans la majorité des cas, les premières cellules binucléées d'hyphes en voie de transformation, chez *Corticum varians* et *Collybia conigera,* ne présentent ni anastomose, ni autre particularité, et il en conclut que les premiers dicaryons se forment d'ordinaire par le rapprochement de deux noyaux à la suite de la résorption d'une cloison mitoyenne entre deux cellules uninucléées consécutives — ou bien plutôt, étant donné que l'auteur n'a jamais pu observer cette résorption, à la suite de l'avortement complet de la cloison entre deux noyaux-frères.

Dans de très rares cas, cependant, l'auteur a cru voir naître les premiers segments à noyaux conjugués à la suite de l'anastomose entre deux cellules uninucléées, de filaments voisins. Les deux dessins se rapportant à ces cas sont les figures 31 et 32 de la Pl. III de Kniep (1917). Pour l'auteur ces deux figures paraissent tout à fait probantes : pour lui nul doute qu'un article anastomotique contenant une paire de noyaux seulement, dérive de la fusion de deux cellules, primitivement uninucléées. Pour nous, au contraire, qui savons maintenant combien souvent dégénèrent, à la suite d'anastomoses, les noyaux d'une des cellules fusionnées (voir pages 62 et 92), il pourrait subsister un doute, si nous n'avions sur l'origine du dicariophyte, que les données de Kniep; rien ne nous prouverait, en effet, d'une façon certaine, que dans les cas figurés (fig. 31 et 32) les cellules-mères de jeunes hyphes secondaires n'étaient pas binucléées déjà, avant la fusion avec la cellule voisine.

Nous voyons donc, d'après ce qui précède, que les recherches de Kniep, si intéressantes qu'elles soient, n'apportent pas plus que celles de ses prédécesseurs; de faits suffisamment précis sur l'origine du dicaryon chez les Hyménomycètes (1).

(1) « Wir müssen aber vorläufig daran fest halten dass bei *Corticium varians* und *Collybia conigera,* in weitaus den meisten Fällen das erste Kernpaar ohne Vermittelung einer Anastomose entsteht und dass für die Querwandresorption keine positiven Beweise vorliegen. Die Möglichkeit, dass das erste Kernpaar einfach durch Teilung eines Kernes in einer ursprünglich einkernigen Zelle entsteht, lässt sich jedenfalls nicht von der Handweisen ».

« Nous devons retenir pour le moment que chez *Corticium varians* et *Collybia conigera* le premier couple de noyaux se produit, dans la grande majorité des cas, sans l'intermédiaire d'une anastomose et qu'il n'existe pas de données positives sur la disparition de la cloison mitoyenne. Quant à la possibilité que la première

Nous avons eu, au contraire, l'avantage d'observer des faits nouveaux et précis qui éclairent très heureusement cette question. Nous avons démontré chez le *Coprinus fimetarius*, forme nettement hétérothallique, l'existence indubitable de fusions cellulaires à l'origine du dicaryophyte et, étant donné que la notion d'hétérothallie n'est pas concevable en dehors de celle de sexualité, nous avons en définitive démontré la nature sexuelle de ces fusions.

Nos recherches apportent donc l'argument le plus fort et le seul qui soit vraiment convaincant en faveur de la théorie de la sexualité des Basidiomycètes, tels que Blackman et Christman l'ont établie chez les Urédinées. Les cultures monospermes et mixtes d'une espèce hétérothallique, que nous sommes la première à avoir réalisées, nous ont permis d'obtenir à volonté du mycélium primaire (à cellules uninucléées et dépourvues d'anse) ou bien du mycélium secondaire (à cellules binucléées et munies d'anses). Nous avons par conséquent pu apporter à l'étude de ces différents systèmes mycéliens une précision que nos prédécesseurs n'ont pu atteindre faute de cette méthode. C'est ainsi que nous avons pu démontrer d'une façon nette que les carpophores ne se forment pas et ne s'ébauchent même pas, sur un mycélium à cellules uninucléées, mais seulement après l'apparition de cellules binucléées.

La mise en évidence du rôle sexuel que peuvent jouer éventuellement les oïdies est encore un des résultats nouveaux auquel nous sommes arrivée, résultat particulièrement important et qui peut, semble-t-il, éclairer le problème de l'origine du dicaryophyte chez nombre d'Hyménomycètes, chez le *Collybia conigera* entre autres, problème qui, même après le travail de Kniep, n'est pas résolu d'une façon définitive.

Kniep n'a pas entrevu le rôle possible des oïdies, rôle que nous a révélé l'étude du *Coprinus fimetarius*. Chez ce Champignon, en effet, les premiers segments du dicaryophyte ne naissent pas forcément d'une anastomose entre deux hyphes de thalles différents, mais souvent peuvent naître d'une fusion entre une hyphe d'un thalle et une oïdie d'un autre thalle. Dans ce cas toutefois, l'oïdie perd en général si vite sa forme et son individualité que pour un observateur non averti, il semble que la première cellule secondaire soit issue

paire de noyaux se forme tout simplement par la division du noyau d'une cellule primitivement uninucléée, elle ne doit pas être repoussée. » (Kniep, *loc. cit.)*

d'un unique élément primaire sans intervention d'élément étranger.

C'est là précisément la seule hypothèse qu'ait envisagé Kniep (1); or nous savons que pour le *Coprinus fimetarius* (voir pages 70 et 102) cette hypothèse est inexacte.

Etant donné la similitude profonde des figures de Kniep (fig. 18, Pl. I, 1917) et des nôtres (fig. 3, Pl. 4) et étant donné aussi que chez *Collybia conigera* il existe des oïdies, il nous paraît infiniment probable que dans cette espèce le dicaryon se forme comme chez le *Coprinus fimetarius*, c'est-à-dire toujours par fusion de deux cellules primaires non consécutives (1). Kniep a admis ce mode à titre d'exception ; pour nous il est la règle.

De tout ce que nous avons dit dans cet appendice, nous devons conclure que notre présent travail, entrepris et terminé sans que nous ayons eu connaissance des *Beiträge* III, IV et V de Kniep, se trouve, en ce qui concerne le rôle des « anses », pour ainsi dire confirmé d'avance par les intéressants résultats auxquels est arrivé l'auteur allemand.

Quant à l'existence de la sexualité chez les Basidiomycètes, elle n'a été, nous semble-t-il, vraiment établie que par la découverte, que nous donnons ici pour la première fois, d'une forme hétérothallique. L'emploi des cultures monospermes et des cultures mixtes constitue une méthode d'une rigoureuse précision qui ne laisse place à aucun doute.

Mai 1918

(1) Kniep invoque comme appui à son hypothèse, la naissance du dicaryon, dans la spore mûre de l'*Hypochnus terrestris* [69] par mitose d'un noyau unique. Il n'y a rien d'étonnant à ce que la naissance du dicariophyte se fasse, en quelque sorte d'une manière apogamique, dans une espèce dont le tronçon gamétophyte ne se développe pas. Mais faisons remarquer qu'il n'est par conséquent pas permis d'appliquer les conclusions tirées de l'étude d'une forme aussi particulière aux espèces typiques, présentant un tronçon à cellules uninucléées parfaitement développé.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

[1] **Allen.** — *Nuclear division in the Pollen mother cells of* Lilium canadense. (Annals of Botany, T. 19, 1905).

[2] **Bary** (de). — *Untersuchungen über die Brandpilze.* (Berlin, 1853).

[3] — *Vergleichende Morphologie und Physiologie der Pilze.* (Leipzig, 1866).

[4] **Baum.** — *Uber Zellteilungen in Pilzhyphen.* (Inaug. Dis. d. Universität. Basel, 1900).

[5] **Beauverie.** — *Étude cytologique sur le* Merulius lacrymans. (Rev. gén. de Bot., T. 21, 1909).

[6] — *L'hypothèse du mycoplasma et les corpuscules métachromatiques.* (C. R. Ac. des Sciences et Soc. de Biologie 1911).

[7] **Beneden** (Ed. van). — *Recherches sur la maturation de l'œuf, la fécondation et la division cellulaire.* (Arch. de Biol., T. 4, 1883).

[8] — et **Julin.** — *La spermatogénèse chez l'Ascaride Mégalocéphale.* (Bull. Acad. Roy. de Belgique ; 3e série, T. 7, 1884).

[9] **Bensaude.** — *Sur la sexualité chez les champignons Basidiomycètes.* (C. R. Ac. Sciences, T. 165, p. 286, 1917).

[10] **Blackman.** — *On the cytological features of fertilization and related phenomena in* Pinus sylvestris. (In Phil. trans. Roy. Soc., London, T. 190, 1898).

[11] — *On the fertilization, alternation of generations, and general cytology of the Uredineæ.* (Ann. of. Bot. T. 18, 1904).

[12] — et **Fraser.** — *Further studies on the Sexuality of the Uredineæ.* (Ann. of Botany. (T. 20, 1906).

[13] **Blakeslee.** — *Sexual Repr. of the Mucorineæ.* (Proc. of the Amer. Ac. of Arts and Sc., 1904).

[14] **Boveri.** — *Zellen studien.* (I-III, Jena, 1887-1890).

[15] **Brefeld.** — *Neue Culturmethoden zur Untersuchungen der Pilze.* (Sitzungsbericht der Gesellschaft naturf. Freunde. Berlin, 1875).

[16] — *Botanische Untersuchungen über Schimmelpilze.* (3 Heft. Basidiomyceten I. Leipzig, 1877).

[17] — *Untersuchungen aus dem Gesammtgebiete der Mycologie.* (8. Heft, Basidiomyceten III, Leipzig, 1889).

[18] — *Untersuchungen aus den Gesammtgebiete der Mycologie.* (9 Heft. Leipzig, 1891).

[19] **Bulliard.** — *Histoire des champignons de la France.* (1791).

[20] **Christman.** — *Sexual reproduction in the Rusts.* (Bot. Gaz., T. 39, 1905).

[21] — *Morphology of Rusts.* (Bot. Gaz. T. 44, 1907).

[22] **Claussen.** — *Zur Entwicklungsgeschichte des Ascomyceten* Pyronema confluens. (Zeitschrift f. Bot., 1912).

[23] **Cornu.** — *Etude de la fécondation dans la classe des Champignons.* (C. R. Ac. des Sciences. Juin 1875).

[24] — *Reproduction des Ascomycètes.* (Ann. des Sciences Nat., Série 6, T. 3, 1876).

[25] **Dangeard.** — *La reproduction sexuelle des Ustilaginées.* (C. R. Ac. des Sciences, Octobre 1893).

[26] — *Recherches sur la reproduction sexuelle des Champignons.* (Le Botaniste, 3e série, 1893).

[27] — *La reproduction sexuelle chez les Ascomycètes.* (C. R. Ac. des Sciences, Mai, 1894).

[28] — *La reproduction sexuelle des Ascomycètes.* (Le Botaniste, 4e série, 1894).

[29] — *Mémoire sur la reproduction sexuelle des Basidiomycètes.* (Le Botaniste, 4e série, 1895).

[30] — *Second mémoire sur la reproduction sexuelle des Ascomycètes.* (Le Botaniste, 5e série, 1897).

[31] — *La reproduction sexuelle des Champignons*, étude critique. (Le Botaniste, 7e série, 1900).

[32] — *Recherches sur le développement du Périthèce chez les Ascomycètes.* (Le Botaniste, 9e série, 1903).

[33] — *Recherches sur le développement du Périthèce chez les Ascomycètes* (suite). (Le Botaniste, 10e série, 1907).

[34] — *Étude sur le développement et la structure des organismes inférieurs* (Le Botaniste, 11e série, 1910).

[35] — et **Sappin-Trouffy.** — *Une pseudo-fécondation chez les Urédinées.* (C. R. Ac. des Sciences. Février 1893).

[36] — et **Sappin-Trouffy.** — *Réponse à une note de MM. Poirault et Raciborski sur la karyokinèse des Urédinées.* (Le Botaniste, 4e série, 1895).

[37] **Dittschlag.** — *Zur Kenntniss d. Kernverhältnisse von* Puccinia Falcariæ. (Centralbl. f. Bakter. T. 2, 1910).

[38] **Eidam.** — *Zur Kenntniss d. Befruchtung bei den Agaricus Arten.* (Bot. Zeitung. 1875).

[39] **Fayod.** — *Histoire naturelle des Agaricinées.* (Ann. Sc. Nat. Bot., 7e série, T. 9, 1889).

[40] **Falck.** — *Die Lenzites-Faüle des Coniferenholzes.* (Haus schwammforschungen, T. 3, publié par Möller, Iena, 1909).

[41] **Falck.** — *Die Merulius-Faüle des Bauholzes.* (Häusschwammforschungen, T. 6, publié par Möller, 1912).

[42] **Farmer (S.-B.)** and **Digby.** — *Studies in Apospory and Apogamy in Ferns.* (Ann. of Bot. T. 21, 1907).

[43] **Ferguson.** — *Contributions to the knowledge of the life history of* Pinus, *with special reference to Sporogenesis, the development of the gametophyte and Fertilization.* (In. Proc. Washington Acad. Sc. T. 6, 1904).

[44] **Fries.** — *Uber die Cytologischen Verhältnisse bei der Sporenbildung von* Nidularia. (Zeitschrift, F. Bot., T. 3, 1911).

[45] — *Zur Kenntniss der Cytologie von* Hygrophorus conicus. (Svensk, Bot. Tidskr, 1911).

[46] **Fromme.** — *Sexual fusion and spore develop. of the Flax Rust.* (Contribution from the Depart, of Botany of Columbia university, sio, 253, 1912).

[47] **Guilliermond.** — *Les corpuscules métachromatiques ou grains de volutine.* (Bull. Institut Pasteur, 1906).

[48] — *A propos des corpuscules métachromatiques ou grains de volutine.* (Arch. f. Protistenk, 1910).

[49] — *La sexualité chez les Champignons.* (Bull. scientifique de France et de Belgique, 1910).

[50] — *Les progrès de la cytologie des Champignons.* (Progressus rei botanicæ., T. 4, 1911).

[51] **Grégoire.** — *Les résultats acquis sur les Cinèses de Maturation.* (La Cellule, T. 22, 1905).

[52] — *Les résultats acquis sur les Cinèses de Maturation.* (La Cellule. T. 26, 1910).

[53] **Haecker.** — *Ueber die Selbständigkeit der väterlichen und mütterlichen Kernsubstanz während der Embryonalentwicklung von* Cyclops brevicornis. (Arch. f. Mik. Anat., T. 46, 1895).

[54] — *Die Chromosomen als angenommene Vererbungsträger.* (Ergebnisse u. Fortschritte der Zoologie. T. 1, 1907).

[55] **Harper.** — *Sexual reproduction in* Pyronema confluens. (Ann. of Botany, T. 14, 1900).

[56] — *Binucleate cells in certain Hymenomycetes.* (Bot. Gaz. T. 33, 1902).

[57] — *Sexual reproduction and the organisation of the nucleus in certain Mildews.* (Publ. by the Carnegie Institute of Washington, 1905).

[58] — *Nuclear phenomena and sexual reproduction in fungi.* (Ann. of Botany, T. 44, 1910).

[59] **Hartig** et **Tubeuf.** — *Der echte Hausschwamm.* (2 édition, 1902).

[60] **Hartmann** et **Nägler**. — *Copulation bei* Amœba diploidea *mit Selbständigbleiben der Gametenkerne während des ganzen Lebenscyclus.* (Sitz.-Ber. Gez. naturf. Freunde. Berlin, 1908).

[61] **Hartmann**. — *Autogamie bei Protisten und ihre Bedeutung für das Befruchtungsproblem.* (Arch. für Protistenk. T. 14, 1909).

[62] **Herla**. — *Etude des Variations de la mitose chez l'Ascaride mégalocéphale.* (Arch. Biol. T. 13, 1893).

[63] **Hofmeister**. — *Beiträge zur Kenntniss der Gefässkryptogamen.* (Arch. d. K. Sächs, Gess. d. Wiss, Leipzig, 1852).

[64] **Istvanffi (von)**. — *Ueber die Rolle der Zellkerne bei der Entwicklung der Pilze.* (B. d. d. *Bot. Ges.* p. 452, 1895).

[65] **Juel**. — *Die Kernteilung in den Basidiomyceten und die Phylogenie der Basidiomyceten.* (Jahr. f. wiss, Bot., T. 32, 1898).

[66] **Karsten**. — *Das Geschlechtsleben der Pflanzen.* (Berlin, 1860).

[67] — *Zur Befruchtung der Pilze.* (Botanische Untersuchungen aus dem physiologischen, Laboratorium, T. 1, 1867).

[68] **Kirchner**. — *Beobachtung der Geschlechtsorgane bei d. Gattung* Coprinus (Bericht üb. d. Tätigkeit d. Bot. Sect. d. Schles; Gesel, 1875).

[69] **Kniep**. — *Beitr. z. Kenntniss d. Hymenomyceten* I. II. (Zeitschrift f. Bot., T. 5, 1913).

[70] **Lotzy**. — *Die X-Generation und die 2X-Generation.* (Biol. Centralbl. T. 25, 1905).

[71] **Maire**. — *Sur la cytologie des Hyménomycètes.* (C. R. Ac. des Sciences, 9 Juillet 1900).

[72] — *Sur la cytologie des Gastromycètes.* (C. R. Ac. des Sc., 24 Décembre 1900).

[73] — *L'évolution nucléaire chez les Urédinées et la Sexualité.* (Actes du Congrès int. de Bot. de Paris, 1900).

[74] — *Recherches cytologiques et taxonomiques sur les Basidiomycètes.* (Bull. de la Société Mycologique, 1902).

[75] — *Sur la signification des protochromosomes dans les Basidiomycètes.* (C. R. Soc. Biol. 1905).

[76] — *Les Urédinées.* (Progressus rei Botanicæ, 1910).

[77] — *Recherches cytologiques sur quelques Ascomycètes.* (Ann. Mycologici, 1905).

[78] **Martins Mano**. — *Nucléoles et Chromosomes dans le méristème radiculaire de* Solanum tuberosum *et* Phaseolus vulgaris. (La Cellule, T. 22, 1 fascicule, 1905).

[79] **Mc Clung**. — *The accessory Chromosome. Sex determinant ?* (In. Biol. Bull. T. 3, 1902).

[80] **Meyen**. — *Pflanzenpathologie.* (Berlin, 1841).

[81] **Micheli.** — *Nov. Pl. Gen.* (Florence, 1729).

[82] **Moeller.** — *Ueber gelungene Kulturversuche des Hausschwammes aus seinen Sporen.* (Hedwigia, T. 42, 1903).

— *Die Hausschwammforschungen.* (Voir Falck).

[83] **Moenkhaus.** — *The development of the hybrids between* Fundulus heroclitus *and* Menidia notata *with special reference to the behaviour of the Maternal and Paternal chromatin.* (Amer. journ. Anat. T. 3, 1904).

[84] **Montgomery.** — *A study of the chromosomes of the germ cells of Metazoa.* (In Trans. Amer. phil. Soc. T. 20, 1901).

[85] — *The spermatogenesis of* Sysbula *and* Lycosa *with general considerations upon chromosome reduction and heterochromosomes.* (In Proceed. Acad. Nat. Sc. Philadelphia, 1905).

[86] — *Chromosomes in the Spermatogenesis of Hemiptera Heteroptera.* (Trans. Amer. phil. Soc., 1906).

[87] **Moreau** (Mme). — *Le centrosome chez les Urédinées.* (Revue Mycologique, 1913).

[88] — *Phénomène de karyokinèse chez les* Urédinées. (Bull. Soc. Bot. France, T. 60, P. 138, 1913).

[89] **Nichols.** — *The nature and origin of the binucleate cells in some Basidiomycetes.* (Trans. of the Wisconsin Acad. of Science, 1904).

[90] **Oersted.** — *(Cversigt* det Kgl. danske Vidensk. Selsk Forhandl, 1865).

[91] **Plantefol.** — *Le* Crocysporium torulosum *(Bonorden), forme végétative d'un Champignon Basidiomycète.* (Diplôme d'études supérieures de Botanique, Paris, 1915).

[92] **Plowright.** — *A Monograph of British Uredineæ and Ustilagineæ.* (London Kegan Paul Trench and C°, 1889).

[93] **Poirault** et **Raciborski.** — *Sur les noyaux des Urédinées.* (C. R. Ac. des Sciences, 5 août 1895).

[94] — et **Raciborski.** — *Sur les noyaux des Urédinées.* (Journ. de Bot. T. 9, 1895).

[95] **Rabenhorst.** — *Kryptogamen Flora.* (2e édition, I vol. Leipzig, 1884).

[96] **Rabl.** — *Uber Zelltheilung.* (Morph. Jahrb. T. 10, 214, 1885).

[97] **Rees.** — *Uber den Befruchtungsvorgang bei den Basidiomyceten.* (Erlangen, 1875).

[98] **Ricken.** — *Die Blätterpilze.* (Agaricaceæ. 2e livraison, Leipzig, 1910).

[99] **Rosen.** — *Beiträge z. Kenntniss d. Pflanzenzellen* (Beitr. z. Biol. d. Pflanzen. Cohn. T. 6, p. 237), 1892).

[100] **Rosenberg.** — *Das Verhalten der Chromosomem in einer Hybriden Planze.* (Ber. Deutsch, Bot. Gaz. T. 21, 1903).

[101] **Rückert.** — *Uber das Selbständigbleiben der väterlichen u mütterlichen Kernsubztanz während der ersten Entwicklung des befruchteten Cyclops-Eies.* (Arch. mik. Anat. 45, 1895).

[102] **Ruhland.** — *Sur Kenntniss der intracellulären Karyogamie bei den Basidiomyceten.* (Bot. Zeitung, 1901).

[103] **Sappin-Trouffy.** — *Sur la signification de la fécondation chez les Urédinées.* (C. R. Ac. des Sc., 10 Février 1896).

[104] — *Recherches histologiques sur la famille des Urédinées.* (Thèse de doct. Paris, 1896).

[105] **Seynes** (de). — *Note sur l'organe femelle de* Lepiota cepæstipes. (Bull. de la Soc. Bot. France, 1875).

[106] **Schmitz.** — *Untersuchungen über die Zellkerne der Thallophyten.* (Verhandl. d. Naturhist. Vereins d. preuss. Rheinl. u. Westfaliens, 1879 et 1880).

[107] **Strasburger.** — *Das botanische Practicum.* (Iena, 1884).

[108] **Sinéty (de).** — *Recherches sur la biologie et l'anatomie des Phasmes.* (La Cellule. T. 19, 1901).

[109] **Sutton.** — *On the Morphology of the Chromosome groups in* Brachystola magna. (In Biol. Bull. T. 4, 1902).

[110] **Tulasne.** — *Note sur l'appareil reproducteur dans les Lichens et les Champignons.* (Ann. Sc. Nat., 3e série, Bot. T. 15, 1851).

[111] — *Observations sur l'organisation des Trémellinées.* (Ann. des Sc. Nat. Bot. T. 19, 1853).

[112] — *Second mémoire sur les Urédinées et les Ustilaginées.* (Ann. Sc. Nat. Bot. 4e série, T. 2, 1854).

[113] — *Note sur l'appareil reproducteur multiple des Hypoxylées ou Pyrénomycètes.* (Ann. Sc. Nat. Bot. T. 5, 1856).

[114] **Van Tieghem.** — *Sur la fécondation des Basidiomycètes.* (C. R. Ac. des Sciences, T. 80, P. 573, 1875).

[115] — *Sur le développement du fruit des Coprins et la prétendue sexualité des Basidiomycètes.* (C. R. Ac. des Sciences, T. 81, p. 877, 1875).

[116] — *Nouvelles observations sur le développement du fruit et sur la prétendue sexualité des Basidiomycètes et des Ascomycètes.* (Bull. Soc. Bot. T. 23, p. 99, 1876).

[117] **Wager.** — *On the nuclei of the Hymenomycetes.* (Ann. of Botany, T. 6, 1892).

[118] — *On nuclear division in Hymenomycetes.* (Ann. of Botany, T. 7, 1893).

[119] — *On the presence of centrospheres in fungi.* (Ann. of. Botany, T. 8, 1894).

[120] — *The Sexuality of the Fungi.* (Ann. of Bot. T. 13, 1899).

[121] **Wehmer**. — *Die Natur der lichtbrechenden Tröpfchen in den Sporen des Hausschwamms.* (Ber. d. d. Bot. Ges., T. 29, P. 483, 1911).

[122] **Werth** et **Ludwig**. — *Zur Sporenbildung bei Rost-und Brandpilzen.* (Ber. d. d. Bot. Ges., T. 30, 1912).

[123] **Wilson**. — *The Cell in development and inheritance* (2e édit., New-York, 1900).

[124] — 1. *Studies on chromosomes. (The behaviour of the idiochromosomes in Hemiptera.* (Jour. exper. Zool., T. 2, 1905).

— 2. *Studies on chromosomes.* (Ibid., T. 2, 1905).

— 3. *Studies on chromosomes.* (Ibid., T. 3, 1906).

[125] **Winkler**. — *Parthenogenesis und Apogamie im Pflanzenreiche.* (Progressus Rei Botanicæ, 2, 1908).

EXPLICATION DES PLANCHES

Planche 1

COPRINUS FIMETARIUS

Les fig. 1 à 7 ont été dessinées à la chambre claire de Zeiss.
Les fig. 1 à 6 avec l'objectif apochromatique à immersion homogène 1^{mm},5, et l'oculaire compensateur 6 de Zeiss; la fig. 7 avec l'objectif apochromatique 8 mm. et l'oculaire 6.

Fig. 1. — Deux spores mûres de taille un peu au-dessus de la moyenne.

Fig. 2. — Spore laissant échapper un utricule germinatif déjà muni de plusieurs noyaux (fixé au picroformol, coloré à l'hématoxyline ferrique).

Fig. 3. — Spore avec tube germinatif déjà ramifié contenant seulement deux noyaux (fixé au Flemming, coloré à l'hémalun).

Fig. 4 et 5. — Mycéliums encore apocytiques ayant déjà subi une multiplication vraisemblablement amitotique des noyaux. En 4, on distingue près de la spore une cavité nucléaire à deux nucléoles ; en 5, deux groupes de deux noyaux vésiculeux reliés entre eux par un pont cinoplasmique. Ces figures se rapportent, semble-t-il, à des stades de divisions directes (fixé et coloré comme fig. 3).

Fig. 6. — Mycélium présentant déjà de nombreux noyaux. La spore de cette figure, comme celle de la fig. 3, est de taille un peu au-dessous de la moyenne (fixé au Flemming, coloré à la safranine-vert lumière).

Fig. 7. — Mycélium de 36 heures ne présentant qu'une seule cloison (dessiné à la chambre claire sur le vivant).

Fig. 8. — Carpophore encore très jeune (agrandi deux fois).

Fig. 9. — Carpophore épanoui (grandeur naturelle ; des chapeaux aussi grands ne s'obtiennent qu'en cultures pures). Le revêtement pileux a été enlevé en un point afin de montrer le chapeau cannelé et fissuré muni d'une calotte apicale lisse.

Planche 2

COPRINUS FIMETARIUS

Les figures ont été toutes dessinées à la chambre claire de Zeiss :
la fig. 1 avec l'objectif apochromatique 3 mm. et l'oculaire 6 de Zeiss (cette combinaison optique grossit 1150 × et non 1500 ×, comme l'indique l'échelle) ; les fig. 2 à 8 avec l'objectif à immersion homogène 1^{mm}, 5 et l'oculaire 6.

Fig. 1. — Mycélium cultivé depuis 10 jours en cellule Van Tieghem, dont la croissance est arrêtée par une production extraordinaire d'oïdies. La partie la plus rapprochée de la spore est à peu près vide et très hypertrophiée (dessiné sur le vivant).

Fig. 2. — Filament mycélien dont chaque cellule porte un oïdiophore, les hyphes oïdiales se désarticulent (dessiné sur le vivant).

Fig. 3. — Cellule primaire avec petit oïdiophore contenant un noyau unique réduit à une tache chromatique. Certaines oïdies sont déformées par la fixation (picroformol, hématoxyline ferrique).

Fig. 4. — Oïdiophore complètement vide, découpé en étages par des cloisons

tardives. Oïdies dont certaines sont en division (picroformol, hématoxyline ferrique).

Fig. 5, 5′, 5″. — Oïdies très gonflées. Certaines paraissent être en dégénérescence, d'autres saines (picroformol, hématoxyline ferrique).

Fig. 6′. — Oïdie très gonflée (dessiné sur le vivant).

Fig. 6. — Oïdie ayant germé par ses deux extrémités (dessiné sur le vivant).

Fig. 7. — Oïdie très gonflée anastomosée avec une cellule secondaire. On ne distingue qu'un seul noyau ; la plus grande partie de la cellule secondaire étant cachée n'a pu être observée (picroformol, hématoxyline ferrique).

Fig. 8. — Pseudoïdies formées par désarticulation d'une hyphe primaire à cellules très élargies (bleu lactique).

Planche 3

fig. 1 à 8 : *COPRINUS FIMETARIUS* fig. 9 à 14 : *ARMILLARIA MUCIDA*

Toutes les figures ont été dessinées à la chambre claire de Zeiss :

les fig. 1 à 8 avec l'objectif à immersion homogène 1mm,5 et l'oculaire compensateur 6 de Zeiss; les fig. 9 à 14, dessinées sur le vivant, avec l'objectif apochromatique 8 mm. et l'oculaire 6. Les fig. 9 à 13 ont été amplifiées deux fois pour la commodité de l'exécution.

Fig. 1 et 2. — Fragment d'un thalle encore primaire et peu développé. Les hyphes relativement larges sont presque entièrement apocytiques. Les extrémités des branches sont pleines de protoplasme ; ce dernier, peu abondant à l'arrière, forme des taches et des traînées qui simulent des cloisons irrégulièrement placées. Dans la fig. 2 on observe un noyau à deux nucléoles qui paraît être un stade d'amitose. Les traits épaissis que l'on observe dans la fig. 2 représentent des replis de la membrane (picroformol et hématoxyline ferrique).

Fig. 3. — Fin de division nucléaire dans une branche latérale à cellules primaires hypertrophiées et séniles. Entre deux noyaux-fils (taches chromatiques à contour flou) se dessine une cloison transversale à épaississements basophiles. Entre l'un des noyaux et la cloison, s'observe une traînée cinoplasmique (fixé et coloré comme fig. 2).

Fig. 4 à 6. — Cellules primaires vieillies, avec protoplasme peu abondant et noyaux en dégénérescence (fixé et coloré comme fig. 3).

Fig. 7 et 8. — Fragments de cellules secondaires montrant aux cloisons des épaississements basophiles de différentes formes (fixé et coloré comme fig. 6).

Fig. 9. — Spore mûre d'*Armillaria mucida*. Le protoplasme contient des gouttes réfringentes.

Fig. 10-12. — Spores germant.

Fig. 13. — Spore avec tube germinatif ramifié.

Fig. 14. — Spore ayant produit au bout de 24 heures un mycélium rectiligne. Le protoplasme s'est retiré dans les pointes d'accroissement, la spore et la partie proximale du thalle sont vides, des cloisons se forment à la limite de la région vivante.

Planches 4 et 5

COPRINUS FIMETARIUS

Les figures ont été toutes dessinées à la chambre claire de Zeiss avec l'objectif à immersion homogène 1mm,5 et l'oculaire compensateur 6 de Zeiss. Toutes les hyphes ont été fixées au picroformol et colorées à l'hématoxyline ferrique.

Fig. 1. — Hyphe primaire à protoplasme abondant et homogène.

Fig. 2. — Hyphe primaire dont trois cellules sur quatre sont uninucléées. Le

protoplasme, peu abondant, forme une traînée colorable vers le centre des cellules.

Fig. 3. — Mycélium primaire apocytique en voie de transformation. L'extrémité d'une des branches présente déjà une anse dont les cloisons ne sont pas encore visibles ; dans cette branche on observe deux dicaryons, l'un à l'extrémité, l'autre un peu plus bas ; les éléments de ce dernier dicaryon sont encore éloignés l'un de l'autre ; un noyau se trouve dans l'anse, l'autre dans le filament. A proximité de ce thalle s'en trouvait un autre, très riche en oïdies dont une se voit en (b). La petite branche (a) pourrait bien être une oïdie fusionnée par son extrémité avec l'hyphe primaire apocytique et dont le noyau aurait produit, avec l'un de ceux de l'hyphe, le premier dicaryon.

Fig. 4. — Hyphe présentant à la fois des caractères primaires et secondaires. L'espace entre deux cloisons à anses est subdivisé par deux cloisons simples en trois cellules ; celle du milieu porte un oïdiophore et des oïdies. Les noyaux des cellules du filament ne se sont pas colorés.

Fig. 5. — Hyphe en pleine croissance ; le bec d'anastomose contenant un des éléments du dicaryon-fils inférieur est sur le point de se fusionner avec la cellule pénultième.

Fig. 6. — Hyphe secondaire typique avec cellules binucléées et anses d'anastomose.

Fig. 7. — Hyphe secondaire dont l'anse d'anastomose la plus rapprochée de la pointe vient de se fusionner avec la cellule pénultième et y déverse son noyau.

Fig. 8. — Cellule secondaire sénile présentant une fragmentation amitotique du dicaryon

Fig. 9. — Cellule secondaire avec branche latérale dont l'anse se voit en projection. Le protoplasme peu abondant et réticulé forme des traînées très colorables entre les noyaux et les cloisons.

Planche 6

fig. 1 à 7 : *COPRINUS FIMETARIUS* fig. 8 : *ARMILLARIA MUCIDA*

Toutes les figures ont été dessinées à la chambre claire. Les fig. 1 à 7 avec l'objectif apochromatique à immersion homogène 1mm,5 de Zeiss et l'oculaire compensateur 6. La fig. 8 avec l'objectif apochromatique 8 mm. et l'oculaire 6. Cette dernière combinaison grossit 400 ×, mais, pour la facilité de l'exécution, la figure a été agrandie deux fois.

Fig. 1. — Spore et région vieillie d'un thalle cultivé depuis 15 jours en cellule Van Tieghem. La partie voisine de la spore, primitivement apocytique, a été découpée en articles par des cloisons tardives (dépourvues d'épaississements). Les cellules, dont certaines sont très hypertrophiées, sont pauvres en protoplasme ou même complètement vides ; les noyaux sont plus ou moins pâles et déformes. La 3e cellule à droite à partir de la spore renferme trois petits noyaux à structure encore normale avec semis chromatique et petit nucléole (picroformol, hématoxyline ferrique).

Fig. 2. — Réseau mycélien primaire, présentant un aspect sénile. En haut on observe un article anastomotique contenant un seul noyau (picroformol, hématoxyline ferrique).

Fig. 3 à 5. — Fragments d'hyphes mycéliennes dégénérées (coloré comme fig. 2).

Fig. 3. — Le protoplasme des cellules est séparé de la membrane ; il est abondant et très coloré par l'hématoxyline ferrique, il se fragmente en articles dont chacun renferme un ou deux noyaux. Les nombreux noyaux que l'on trouve entre deux anses consécutives résultent de la division anormale et non conjuguée d'éléments d'un dicaryon primitif.

Fig. 4. — Fragment de la même hyphe dégénérée, des cloisons tardives apparaissent entre les articles protoplasmiques.

Fig. 5. — Article protoplasmique uninucléé, très éloigné de la membrane cellulaire ; cette dernière semble se gélifier.

Fig. 6. — Fragment d'un réseau mycélien secondaire présentant les phénomènes de vieillissement. Les cellules binucléées primitives, comprises entre deux cloisons à anse, ont été subdivisées par des cloisons tardives dépourvues d'anse. Il en résulte des articles uninucléés ou complètement dépourvus de noyaux (picroformol, hématéine).

Fig. 7. — Cellule mycélienne secondaire portant deux branches latérales, l'une naissant au-dessous de l'anse, l'autre sur l'anse elle-même. Chaque branche latérale ayant formé une anse à sa base, il en résulte une anse de second ordre à cheval sur l'anse de la cellule-mère. L'anse de second ordre présente aux cloisons des épaississements basophiles très grands et colorables.

Fig. 8. — Spore d'*Armillaria mucida* entourée d'une petite rosette mycélienne (dessiné sur le vivant 24 heures après l'ensemencement).

Planche 7

COPRINUS FIMETARIUS

Les figures exécutées d'après des préparations toutes fixées au picroformol et colorées à l'hématoxyline, ont été dessinées à la chambre claire de Zeiss, avec l'objectif à immersion homogène $1^{mm},5$ et l'oculaire compensateur 6.

Fig. 1 et 2. — Première apparition du bourgeon de l'anse ; les éléments du dicaryon s'en rapprochent.

Fig. 3. — Les deux éléments du dicaryon sont déjà très rapprochés du bec recourbé. L'un des noyaux composé d'un nucléole et d'un semis chromatique peu abondant, est sur le point de pénétrer dans le bourgeon, attiré par un granule cinétique ou centriole, auquel il est relié par un filament très ténu. Non loin de l'autre noyau, se trouve un filament reliant deux granules qui sont vraisemblablement le produit de la bipartition d'un centriole et la première indication du fuseau.

Fig. 4. — Noyaux déjà riches en chromatine, attirés manifestement par des centrioles vers l'endroit où s'effectuera la double mitose.

Fig. 5. — Noyaux en migration vers les points où s'accomplissent les divisions ; semis chromatique abondant, nucléole déjà diminué.

Fig. 6. — Métaphase d'une division conjuguée. L'un des fuseaux se trouve à l'entrée du bec, l'autre dans le corps du filament, à côté de ce dernier. On distingue au centre de chaque fuseau deux chromosomes très rapprochés.

Fig. 7 à 11. — La chromatine a émigré aux pôles des fuseaux, qui s'étirent et finissent par se briser.

Fig. 7. — Aux pôles des fuseaux, les chromosomes sont encore visibles. Les nucléoles, très diminués, sont reconnaissables dans le protoplasme.

Fig. 8. — Formation d'une anse et division conjuguée sur une branche anastomotique. Le dicaryon figuré est le seul présent dans les deux cellules fusionnées.

Fig. 9 et 11. — Représentent un même stade ; dans la fig. 9 l'anse est vue de profil ; dans la fig. 11 elle est vue en projection. Au centre du fuseau situé dans le corps du filament, s'observe un petit épaississement qui est vraisemblablement le premier vestige de la plaque équatoriale dans laquelle par la suite se formera la cloison.

Fig. 12. — Cellule terminale formant un bec d'anastomose. Les noyaux rapprochés du bourgeon sont encore au repos.

Fig. 13. — Même stade que fig. 4.

Fig. 14. — Fin de l'anaphase d'une division conjuguée. Dans le bec le fuseau, déjà très pâle, montre à l'un de ses pôles la chromatine accumulée en une tache arrondie, à l'autre pôle en un petit fer à cheval. Le fuseau situé dans le filament est encore très net et présente un épaississement équatorial comme ceux des fig. 9 et 11.

Fig. 15. — Fin de division conjuguée au niveau d'une anse formée entre une branche latérale et la cellule-mère elle-même. A côté de chacun des noyaux se voit un petit nucléole très diminué; l'un d'eux semble relié à l'un des pôles d'un des fuseaux.

Fig. 16. — Cellule terminale avec deux noyaux sphériques montrant un nucléole central et un semis chromatique repoussé contre la membrane nucléaire; dans la cavité entre le nucléole et la périphérie se trouvent quelques grumeaux chromatiques.

Fig. 17. — Cellule terminale dont chaque noyau se compose d'un semis chromatique (vraisemblablement un fin réticulum) et d'un nucléole contenu dans une vacuole. La membrane nucléaire n'étant pas visible, il en résulte que la plage chromatique a l'air d'être échancrée et que le nucléole paraît séparé du corps du noyau.

Fig. 18. — Cellule terminale binucléée; la chromatine n'étant pas visible dans ces noyaux au repos, ceux-ci paraissent se composer chacun d'une vésicule hyaline contenant un nucléole elliptique.

Fig. 19. — Noyaux d'une cellule intercalaire, de même structure que ceux de fig. 17; seules les vacuoles périnucléaires sont plus petites.

Fig. 20. — Anse un peu déformée avec noyau en comète composé d'une traînée chromatique suivie d'un nucléole.

Fig. 21. — Hyphe dont l'extrémité de la cellule terminale paraît encore normale, la base de cette cellule et toute la cellule pénultième étant bourrées de granules réfringents.

Fig. 22 et 23. — Hyphes à croissance ralentie, pauvres en protoplasme. Dans la seconde cellule de la fig. 22 et dans la fig. 23, les noyaux n'ont pas repris après la mitose la structure normale de noyaux au repos et se composent chacun de deux taches chromatiques plus ou moins rapprochées.

Planches 8 et 9

COPRINUS FIMETARIUS

Les figures ont été toutes dessinées à la chambre claire avec l'objectif à immersion homogène 1mm,5 Zeiss. L'oculaire compensateur 6 a été employé pour les fig. 1, 3, 5, 6, 9, 10, 11, 12 et 14, l'oculaire compensateur 2 pour les autres figures. Les hyphes ont été colorées, les unes au bleu lactique, les autres à l'hématoxyline ferrique après fixation au picroformol.

Fig. 1. — Fragment de mycélium monosperme α dont les hyphes très longues et parallèles contractent des anastomoses les unes avec les autres et forment une sorte de cordon primitif.

Fig. 2. — Hyphes désarticulées du thalle α formant des pseudoïdies arrondies et extrêmement renflées.

Fig. 3. — Pseudoïdie germant (à un plus fort grossissement que fig. 2).

Fig. 4. — Deux hyphes anastomosées du thalle α.

Fig. 5. — Oïdiophore du thalle α. Près du sommet on observe une oïdie en formation dans laquelle le noyau de l'oïdiophore subit une division.

Fig. 6. — Hyphe un peu vieillie du thalle α avec une cellule uninucléée et une cellule binucléée; entre les épaississements des cloisons et les noyaux s'étendent des traînées protoplasmiques.

Fig. 7. — Fragment caractéristique du mycélium β, à hyphes très ramifiées, dont les branches naissent à angle droit.

Fig. 8. — Mycélium désarticulé du thalle β à cellules hypertrophiées.

Fig. 9 et 10. — Fragments de mycélium du thalle β, plus ramifié et sinueux que celui du thalle α.

Fig. 11. — Oïdiophore du thalle β.

Fig. 12. — Hyphe du thalle β à oïdiophores abondants, mais très réduits. Certaines oïdies sont attachées directement sur le filament mycélien.

Fig. 13. — Hyphe secondaire particulièrement grande formée dans une culture mixte des thalles α et β.

Fig. 14. — Anse appartenant à la plus grosse hyphe figurée en 13, vue à un plus fort grossissement.

Planches 10 et 11

ARMILLARIA MUCIDA

Toutes les figures ont été dessinées à la chambre claire de Zeiss, avec l'objectif à immersion homogène 1mm, 5 de Zeiss et l'oculaire compensateur 6.

Les hyphes ont été toutes fixées au picroformol et colorées à l'hématoxyline ferrique, sauf celle de la fig. 20 fixée au bichromate acétique et colorée à l'hématéine-safranine.

Fig. 1. — Extrémité d'hyphe secondaire avec dicaryon. Chacun des deux noyaux contient un très gros nucléole elliptique remplissant presque entièrement la cavité nucléaire.

Fig. 2. — Extrémité d'hyphe secondaire. Prophase de la division conjuguée : les deux éléments du dicaryon ayant chacun l'aspect d'une petite masse chromatique se trouvent à l'endroit où vont s'accomplir les mitoses (le reste de la cellule jusqu'à la prochaine anse ne contient pas d'autres noyaux).

Fig. 3. — Extrémité d'hyphe secondaire avec noyau au repos. Le bec d'anastomose vient de se fusionner avec la cellule pénultième et y déverse son noyau.

Fig. 4. — Deux dernières cellules d'une hyphe secondaire. Les noyaux allongés se composent d'un semis de chromatine et d'un nucléole. Dans l'anse, entre les deux cellules, on observe une traînée protoplasmique avec deux renflements basophiles qui sont peut-être des grumeaux de chromatine abandonnés par le noyau lorsqu'il a traversé l'anse.

Fig. 5 et 6. — Dicaryons dont les éléments sont en forme de comète.

Fig. 7. — Cellule terminale couverte de petites branches irrégulières. Les deux éléments du dicaryon se rapprochent d'un bec en formation.

Fig. 8. — Extrémité d'une hyphe secondaire. Une anse d'anastomose vient de se former, les deux éléments du dicaryon encore indivis et très étirés se rendent l'un dans l'anse, l'autre à côté de celle-ci.

Fig. 9. — A la suite d'une division conjuguée à l'entrée d'une branche latérale, les deux noyaux de la nouvelle cellule ont repris déjà la structure de noyaux au repos ; ceux qui reviennent dans la cellule-mère sont étirés et l'un d'eux prend même une forme de comète, l'autre, encore dépourvu de nucléole, pénètre de l'anse dans la cellule sous-jacente.

Fig. 10. — Formation de la première anse d'une branche latérale. L'anse, sur le point de se fusionner avec la cellule sous-jacente, contient un noyau, l'autre élément du même dicaryon se trouve déjà au centre de la cellule-mère, laquelle est parcourue par une traînée protoplasmique colorable.

Fig. 11. Extrémité d'hyphe secondaire. Un des éléments du dicaryon a la forme d'une larme batavique, l'autre celle d'une comète. L'extrémité de la cellule présente des granules colorables.

Fig. 12. — Hyphe secondaire à extrémité ramifiée. L'anse d'anastomose vient de se fusionner avec la cellule pénultième.

Fig. 13. — Noyaux se rapprochant d'un bec formé à la base d'une branche latérale.

Fig. 14. — Extrémité d'une hyphe secondaire dont les deux noyaux se composent chacun d'un nucléole et d'un semis chromatique situés côte à côte selon le diamètre du filament. La plage chromatique et le nucléole lui-même sont déformés par la compression.

Fig. 15. — Branche latérale avec deux noyaux au repos.

Fig. 16. — Cellule intercalaire secondaire dont les éléments du dicaryon sont plus rapprochés que d'ordinaire. Chaque noyau se compose d'une cavité elliptique contenant un semis chromatique et un nucléole entouré d'une vacuole.

Fig. 17. — Fragment de cellule dans laquelle le protoplasme forme des sortes de rubans particulièrement nets, dans l'anse.

Fig. 18. — Cellule secondaire typique avec dicaryon. Une traînée protoplasmique marque encore le chemin parcouru par le noyau venu du bec d'anastomose.

Fig. 19. — Formation d'une branche latérale sur une anse d'anastomose.

Fig. 20. — Fragment de mycélium dans lequel on distingue un noyau au repos, dont la cavité assez nettement délimitée contient un gros nucléole.

Fig. 21. — Fragment d'une cellule anormale à protoplasme bourré de grains basophiles et dont les noyaux ont subi des divisions non conjuguées.

Fig. 22. — Noyaux en migration vers une branche latérale. Les noyaux, très étirés, ont abandonné leur nucléole dans le protoplasme ; l'un d'eux est déjà très diminué, l'autre encore grand et colorable. Les noyaux présentent deux territoires chromatiques accolés.

Fig. 23. — Même cas que figure précédente. Le noyau, qui a déjà pénétré dans la branche latérale, n'a plus de nucléole, et montre une structure double ; le second noyau présente une structure de comète à queue repliée.

Planches 12 et 13

fig. 1-14 : *ARMILLARIA MUCIDA* fig. 15-34 : *TRICHOLOMA NUDUM*

Toutes les figures ont été dessinées à la chambre claire de Zeiss avec l'objectif à immersion homogène 1^{mm}, 5 et l'oculaire compensateur 6 de Zeiss.

Fig. 1. — Naissance de la première anse d'anastomose à la base d'une branche latérale. Les deux noyaux du dicaryon se rapprochent du bec en formation (picroformol, hématoxyline ferrique).

Fig. 2. — Prophase de division conjuguée. Chaque noyau est composé d'une plage de chromatine et d'un nucléole déjà un peu éloignés l'un de l'autre (bichromate acétique, hématéine-safranine).

Fig. 3. — Prophase d'une division conjuguée ; l'un des deux noyaux déjà riche en chromatine, et ayant expulsé son nucléole, se rend dans le bec d'anastomose (bichromate acétique, hématéine-safranine).

Fig. 4. — Première ébauche du bec d'anastomose dans lequel se rend l'un des éléments du dicaryon. Entre le point où s'accomplira la mitose et chacun des noyaux, on distingue un filament cinoplasmique (picroformol, hématoxyline ferrique).

Fig. 5. — Prophase de division conjuguée, les noyaux riches en chromatine et dépourvus de nucléoles vont subir la division conjuguée (picroformol, hématéine).

Fig. 6. — Mitose anormale de deux noyaux conjugués. Par suite de l'avortement du bec d'anastomose, les éléments se divisent côte à côte, au centre de la cellule, comme chez les Urédinées.

Fig. 7. — Cas anormal dans lequel on observe la division précoce d'un des deux noyaux conjugués avant même la formation du bec et la division du second noyau (Flemming, triple coloration).

Fig. 8. — Anaphase de division conjuguée normale (picroformol, hématoxyline ferrique).

Fig. 9. — Stade avancé de division conjuguée ; le fuseau dans le bec d'anastomose est encore visible, celui dans le corps du filament est brisé. Un des noyaux se dispose à pénétrer dans une branche anastomotique (picroformol, hématéine).

Fig. 10. — Cellule dans laquelle le noyau du bec d'anastomose est encore au repos, tandis que l'autre est déjà divisé (picroformol, hématoxyline ferrique).

Fig. 11. — Cellule secondaire dans laquelle chaque noyau se compose d'un nucléole et d'un semis chromatique en forme de plage allongée et fragmentée (picroformol et hématoxyline ferrique).

Fig. 12. — Cellule secondaire anormale avec trois noyaux (picroformol et hématoxyline ferrique).

Fig. 13. — Même cas que dans la figure précédente, l'un des noyaux étiré en forme de biscuit va vraisemblablement se diviser encore une fois (picroformol, hématoxyline ferrique).

Fig. 14. — Stade plus avancé d'un cas analogue à celui figuré en 10. Un des éléments du dicaryon ayant subi sa division, les noyaux-fils sont déjà éloignés de l'anse, tandis que l'autre élément du dicaryon subit une division tardive dans l'anse. Seuls les noyaux dans l'anse sont figurés (picroformol, hématoxyline ferrique).

Les fig. 15 à 34 se rapportent au *Tricholoma nudum*. Les hyphes ont été fixées au picroformol et colorées à l'hématoxyline ferrique, sauf celles des fig. 25 et 32, colorées à l'hémalun, et celles des fig. 33 et 34, colorées au bleu lactique sans fixation préalable.

Fig. 15. — Branche latérale pauvre en protoplasme. Les noyaux de la cellule terminale montrent une structure double très nette, une traînée protoplasmique traverse la cellule. Les noyaux qui rentrent dans la cellule-mère sont manifestement dégénérés.

Fig. 16. — Cellule secondaire avec deux branches latérales. Le dicaryon de la cellule-mère, qui se trouve encore près de l'anse au niveau de laquelle il a subi sa dernière mitose, émigre vers la plus jeune branche latérale en formation. Les noyaux abandonnent leur nucléole dans le protoplasme.

Fig. 17. — Branche latérale dans laquelle pénètrent les noyaux de la cellule-mère. Les deux plages chromatiques très denses et colorables sont disposées en croix, les nucléoles restés à l'entrée du rameau sont pâlis et même fragmentés. Entre le nucléole et le corps du noyau, on remarque un fin filament.

Fig. 18. — Stade un peu plus avancé d'un cas analogue à celui figuré en 16. Les noyaux en migration forment chacun une longue traînée chromatique suivie d'un nucléole. Chaque noyau se continue par un filament cinoplasmique à l'intérieur d'une même branche latérale ; dans cette dernière se voit nettement un granule qui semble être un centre cinétique en rapport avec l'un des deux noyaux.

Fig. 19. — Cellule secondaire dans laquelle on voit des traînées colorables entre les noyaux et les cloisons.

Fig. 20. — Anastomose entre une cellule intercalaire et la cellule terminale d'une hyphe voisine. L'article contient un seul dicaryon dont un des éléments passe d'une cellule à l'autre en s'étirant beaucoup et en présentant une structure double qui lui donne un aspect d'anaphase de mitose simple.

Fig. 21. — Fragment de mycélium montrant des noyaux en migration vers une branche latérale. Les noyaux ont abandonné leur nucléole. Le noyau qui a déjà

pénétré dans la branche latérale est allongé et présente deux bâtonnets chromatiques accolés.

Fig. 22. — Cellule avec deux branches latérales formées sur une anse d'anastomose. Les noyaux, taches chromatiques homogènes, pénètrent dans l'anse ; l'un d'eux en forme de ruban s'engage dans la plus longue des deux branches, mais semble être attiré en même temps vers l'autre.

Fig. 23. — Fragment d'article anastomotique. Le dicaryon de la cellule supérieure a disparu. Les noyaux de la cellule inférieure émigrent pour parvenir au centre de l'article.

Fig. 24. — Hyphe dont les noyaux de la cellule terminale, encore dépourvus de nucléoles, se rapprochent d'un bec d'anastomose et dont les noyaux de la seconde cellule émigrent vers une branche latérale.

Fig. 25. — Prophase de division conjuguée.

Fig. 26. — Hyphe dans laquelle on voit le noyau du bec pénétrer dans le filament sous-jacent. Les cloisons ne sont pas encore visibles.

Fig. 27. — Fragment de mycélium dans lequel on voit : une cellule terminale avec des noyaux allongés, encore dépourvus de nucléoles ; une cellule pénultième dont les noyaux ont déjà un nucléole chacun. Une traînée protoplasmique se reconnaît entre l'anse et le noyau qui en provient.

Fig. 28. — Fragment de cellule avec noyaux en migration vers une branche latérale ; les nucléoles sont séparés du corps des noyaux ; l'un de ces derniers montre une structure double.

Fig. 29. — Cellule terminale avec deux noyaux au repos, composés chacun d'une vésicule hyaline et d'un nucléole.

Fig. 30. — Branche dans laquelle pénètrent les éléments d'un dicaryon ; l'un d'eux est très déformé, ayant pris l'allure d'un cordon déroulé.

Fig. 31. — Cellule dégénérée présentant une rupture de la membrane par laquelle le protoplasme granuleux s'écoule ; les noyaux sont entraînés par le courant de protoplasme ; l'un d'eux arrivé dans la hernie terminale a perdu sa structure et se colore très fortement.

Fig. 32. — Fragment d'hyphe mycélienne montrant une anse de second ordre formée à la base d'une branche née sur une anse de premier ordre. Epaississements basophiles aux cloisons.

Fig. 33. — Bec d'anastomose au niveau duquel la cloison secondaire apparaît avant la fusion avec la cellule proximale. Les cloisons ont l'aspect de bandes incolores.

Fig. 34. — Anse âgée dans laquelle les cloisons apparaissent comme un trait noir et très fin.

TABLE DES MATIÈRES

DEUXIÈME THÈSE

PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ

Zoologie : Les oursins : organisation, développement et classification.

Embryologie : Principaux types de différenciation sexuelle des gamètes chez les Sporozoaires.

Vu et approuvé :
Paris, le 25 Avril 1918.
Le Doyen de la Faculté des Sciences,
P. APPELL.

Vu et permis d'imprimer :
Le Vice-Recteur de l'Académie de Paris,
L. LIARD.

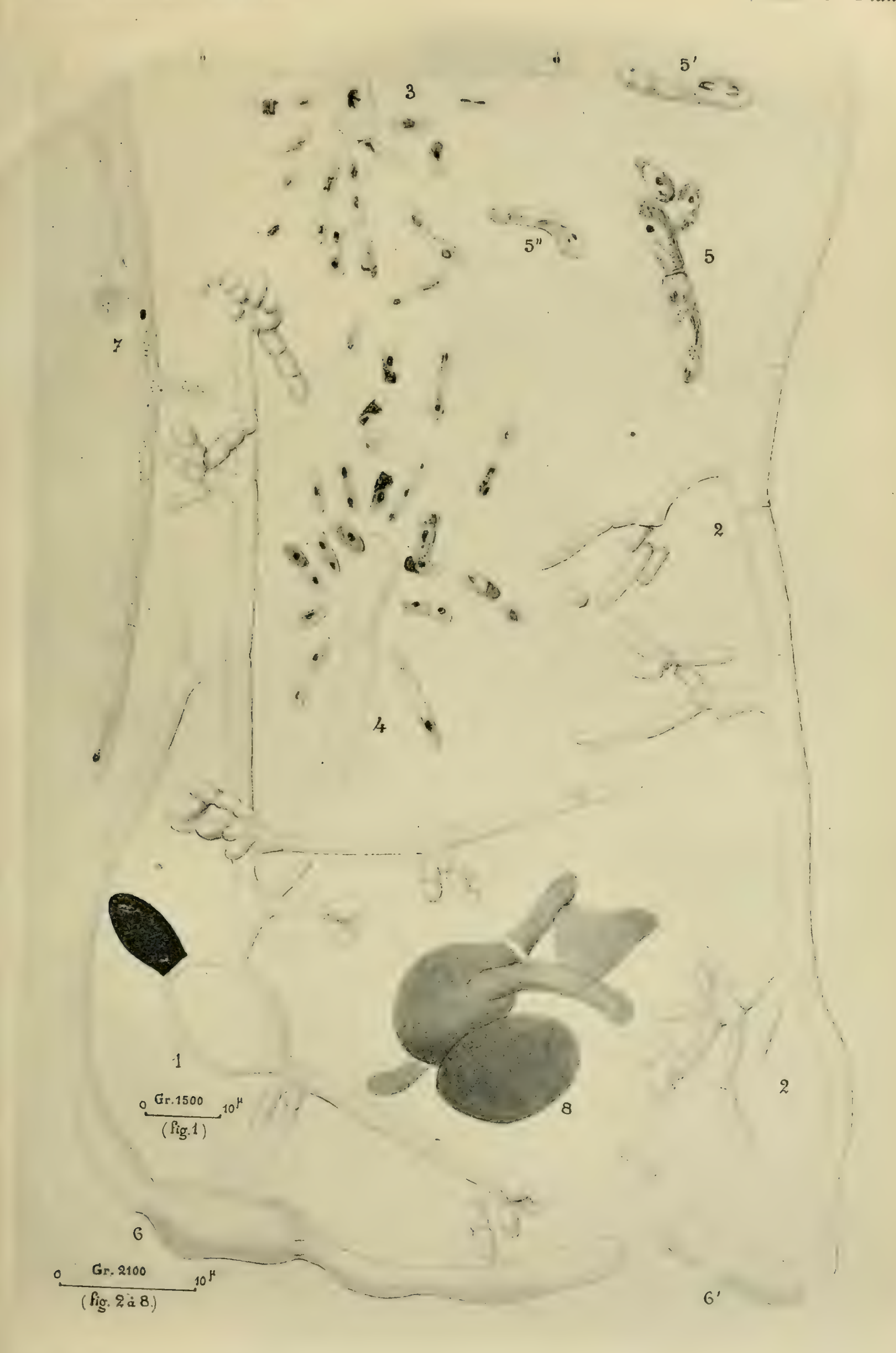
NEMOURS. — IMPRIMERIE NEMOURIENNE, HENRI BOULOY.



Y. HOFF, del

Carpophores, spore et germination de Coprinus fimetarius

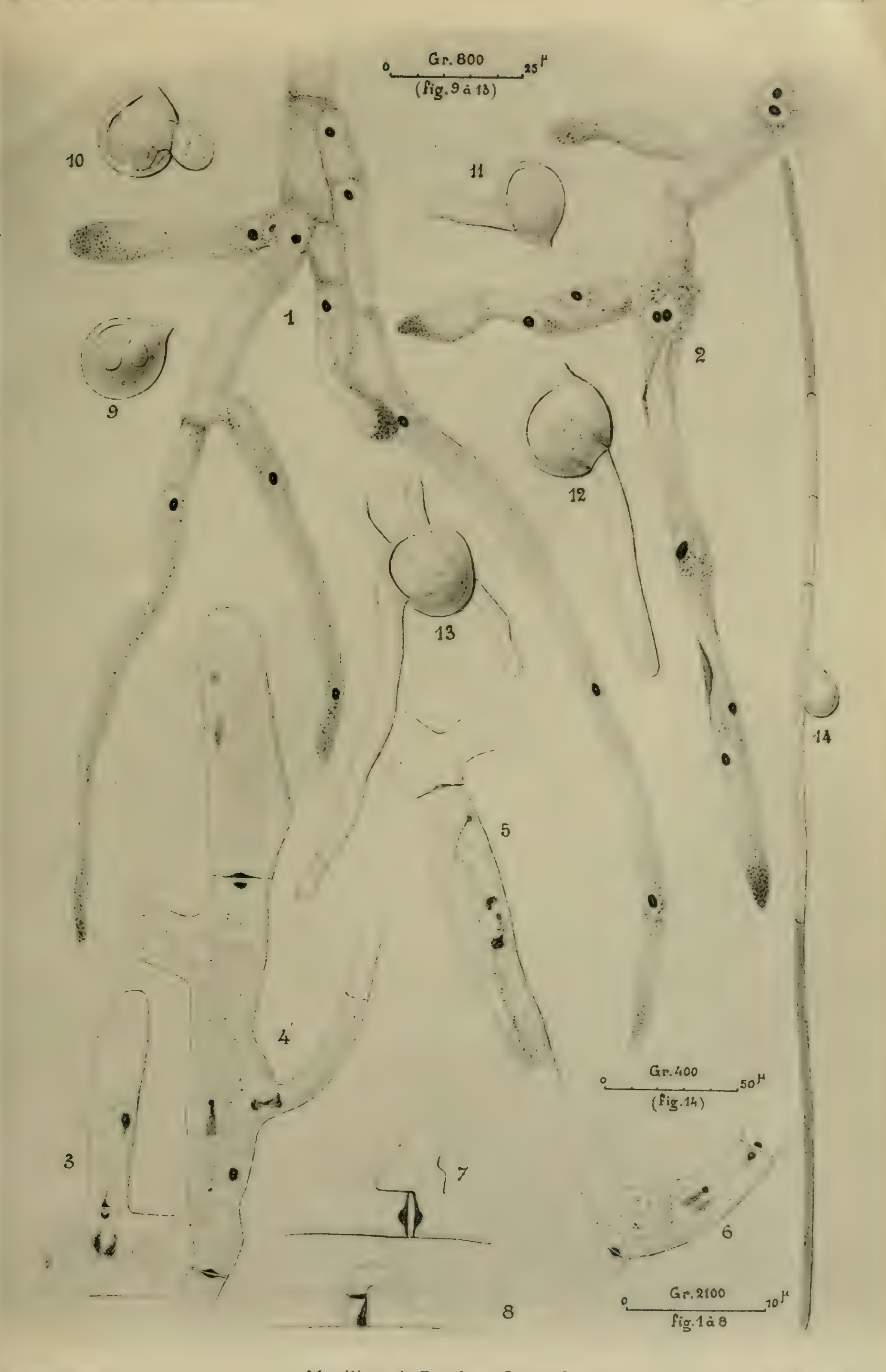
E. LE DELEY, IMP.



Y. HOFF, del

Oïdies (1-7) et pseudoïdies (8) de Coprinus fimetarius

E. LE DELEY, IMP.



Y. HOFF, del

Mycélium de Coprinus fimetarius,
*Spore et germination d'*Armillaria mucida

E. LE DELEY, IMP.



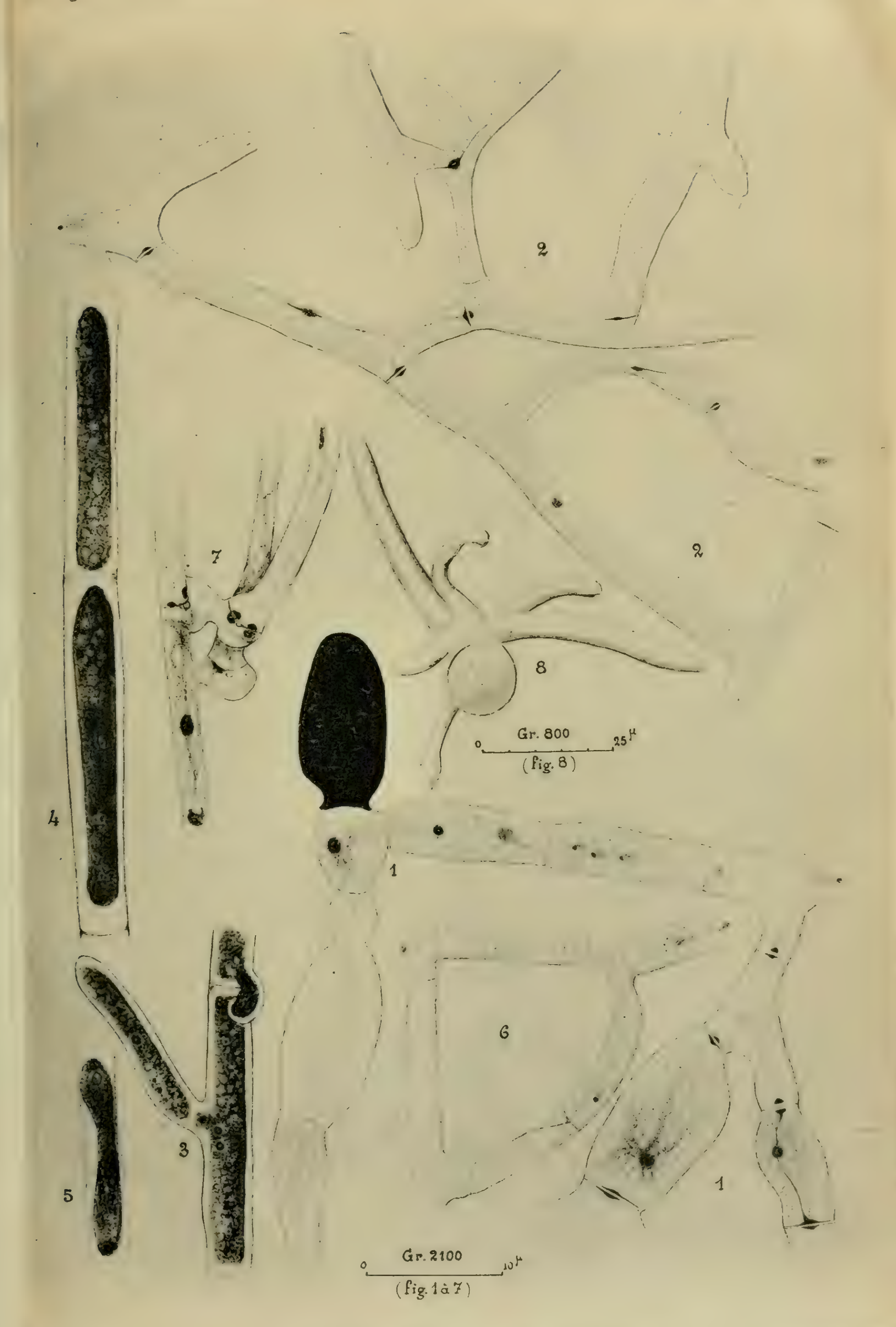
Y. HOFF, del

Mycélium primaire (1-4) et mycéli



aire (4-8) de Coprinus fimetarius

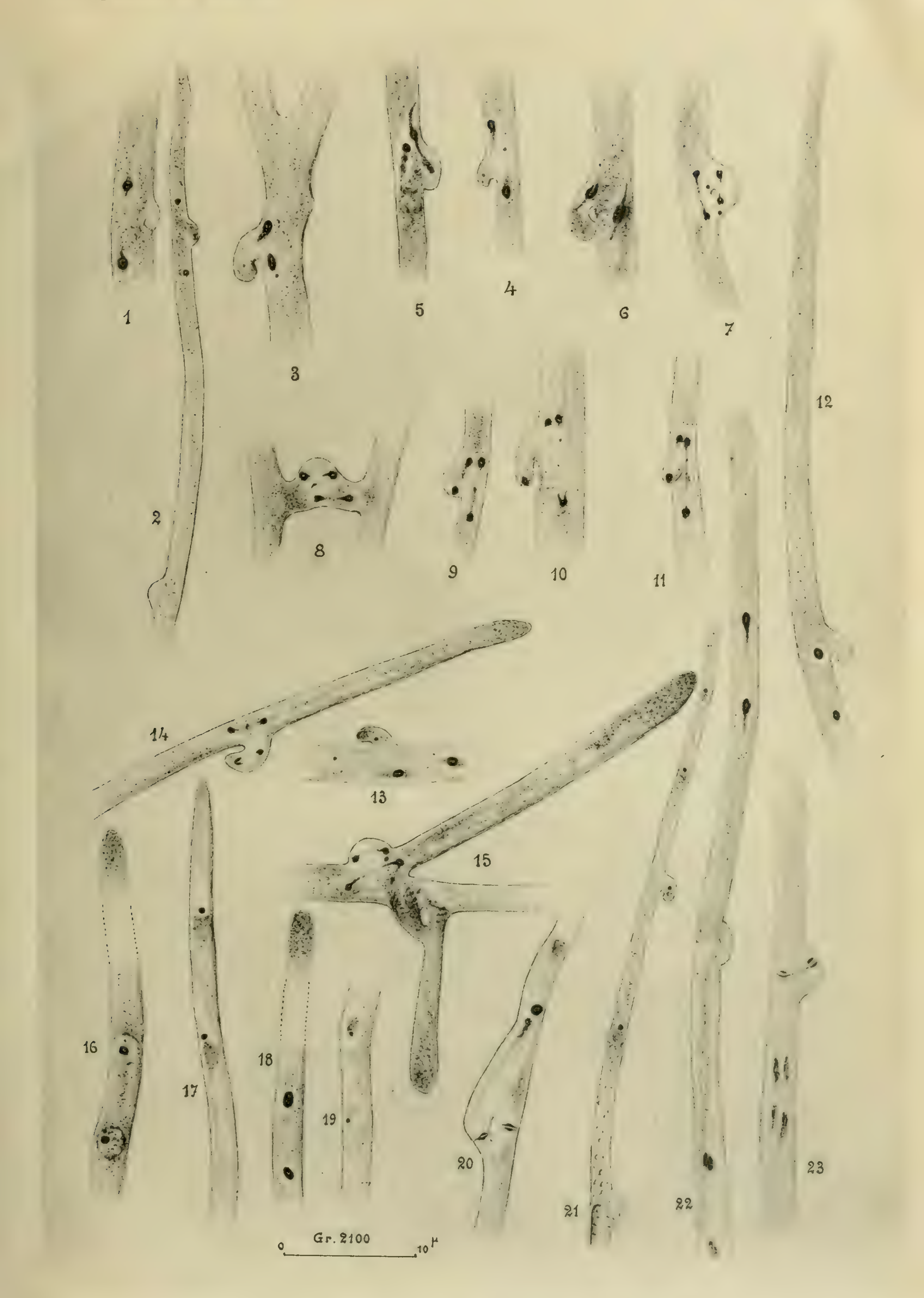
LE DELEY, IMP.



HOFF del

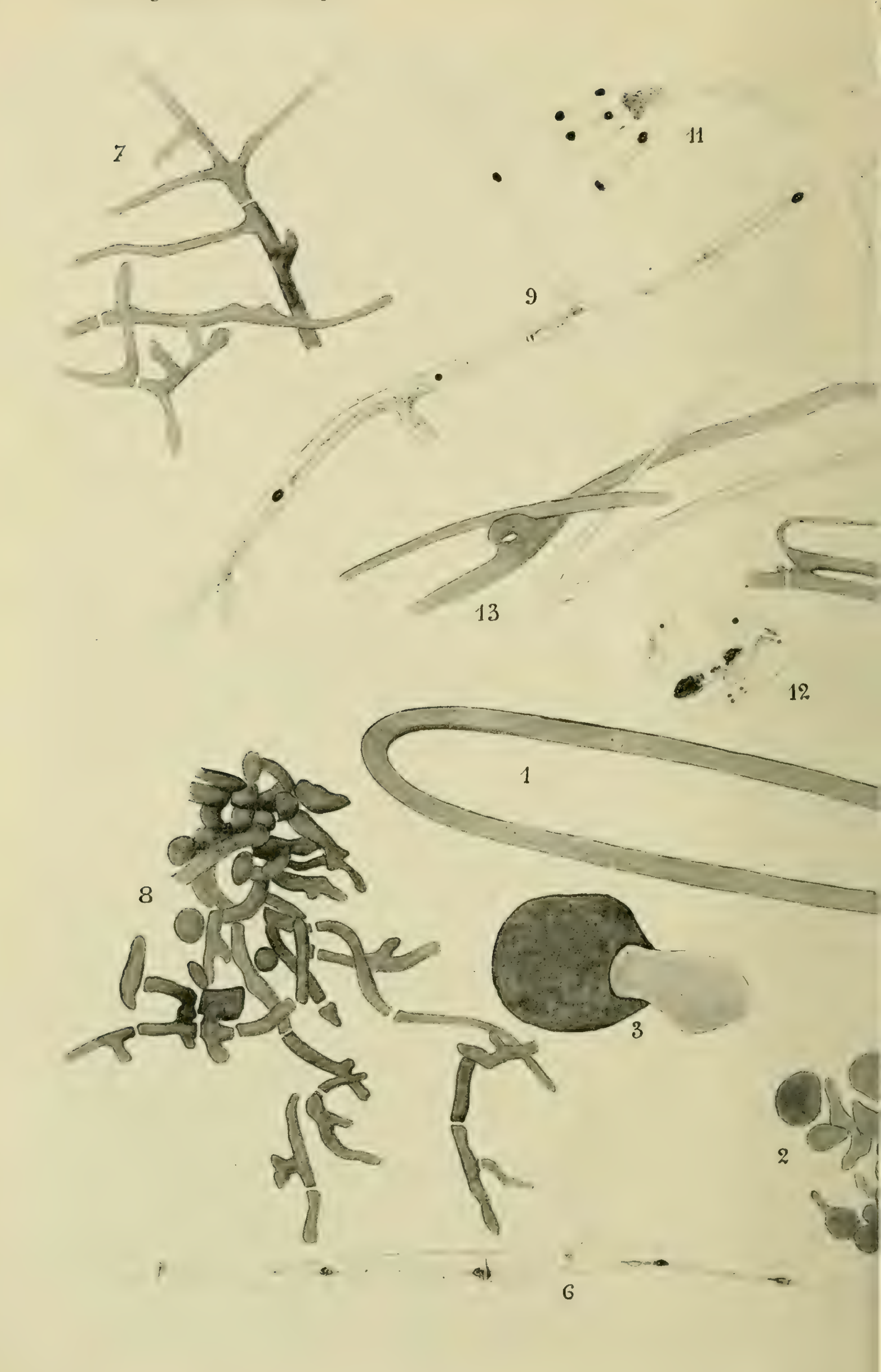
Coprinus fimetarius (1-7) — Armillaria mucida (8)

E. LE DELEY, IMP.



M. BENSAUDE et Y. HOFF, del — E. LE DELEY, IMP.

Noyaux et divisions conjuguées dans le mycélium secondaire de Coprinus fimetarius



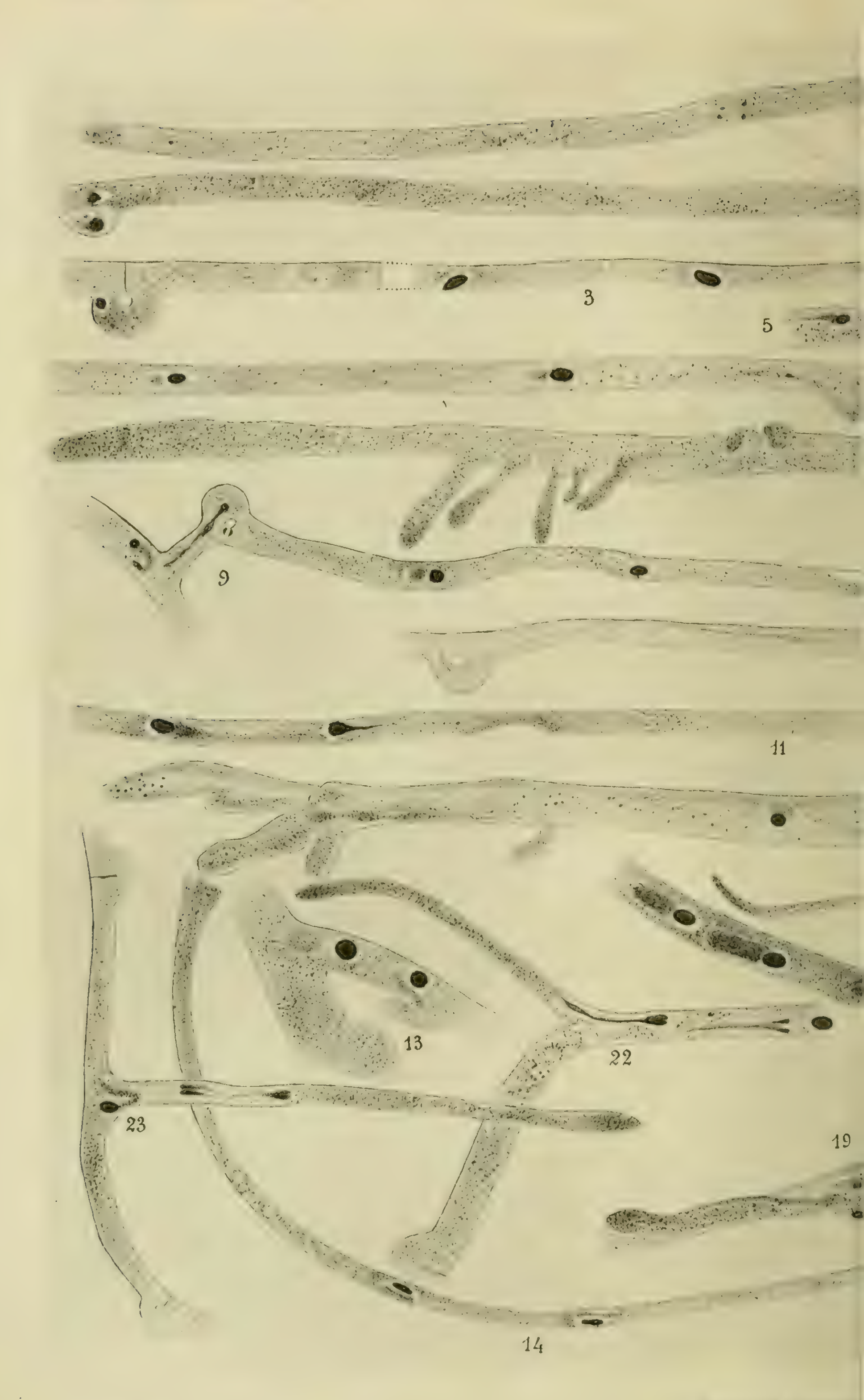
Y. HOFF del

Mycélium primaire de cultures monospermes
de C



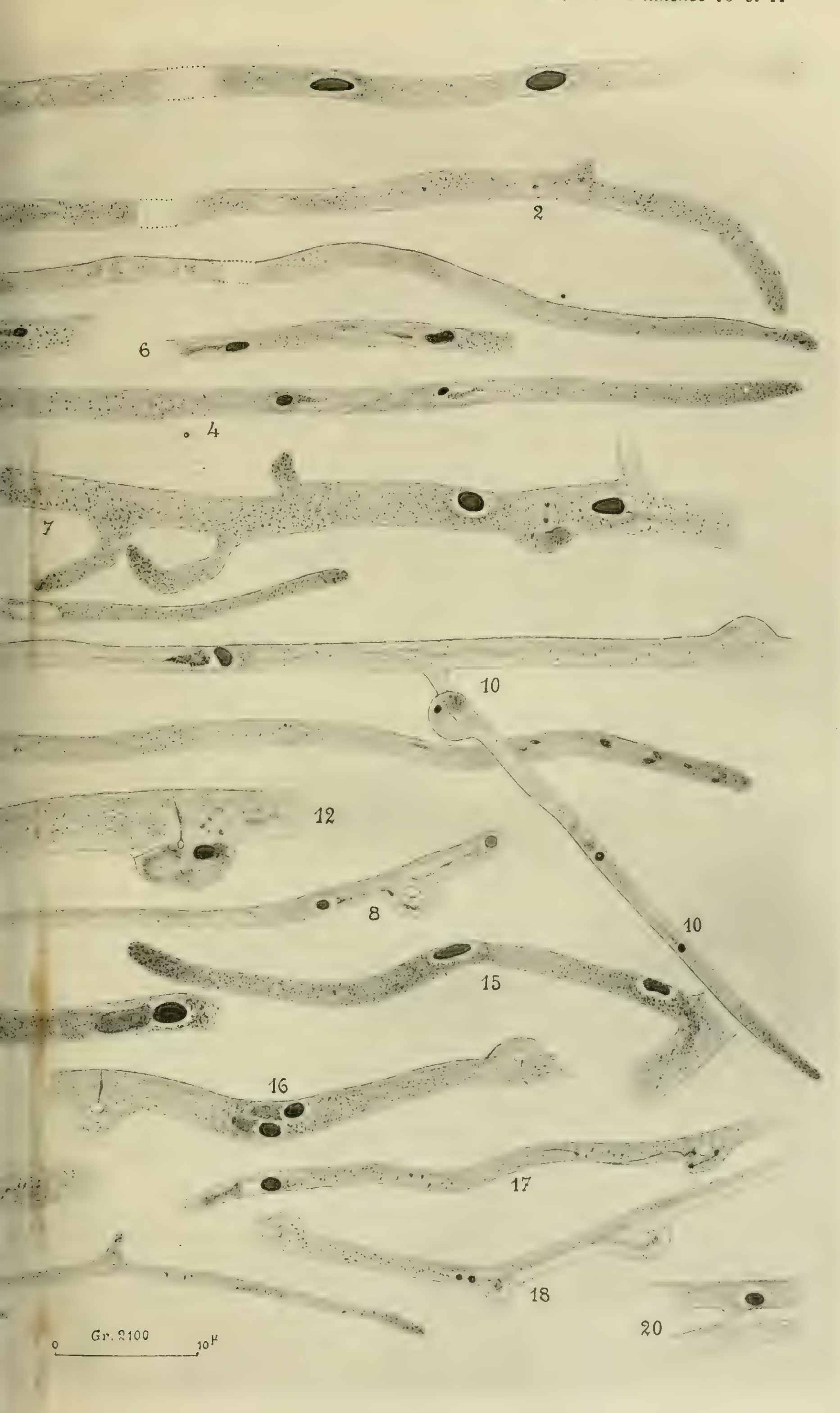
...t mycélium secondaire d'une culture mixte (13-14)
...fimetarius

LE DELEY, IMP



Y. HOFF, del

Mycélium secondai



llaria mucida

E. LE DELEY, IMP.

